Untersuchungen über den Einfluss der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane.

I. Abhandlung.

Die Anisomorphie der Pflanze

von

J. Wiesner,

w. M. k. Akad.

Der Gestaltungsprocess der Pflanze tritt uns äusserlich, und wenn nur auf statische Verhältnisse Rücksicht genommen wird, in zweierlei Weise entgegen; in den Richtungen, welche die Pflanzenorgane unter den gegebenen Verhältnissen annehmen, und in den Gestalten, welche sie unter den gleichen Umständen gewinnen.

Thatsachen über beide Kategorien von Erscheinungen liegen in grosser Zahl vor.

Sachs hat es durch Aufstellung des Begriffes der Anisotropie in sehr klarer und überzeugender Weise unternommen, die in den Richtungen der Pflanzenorgane zum Ausdrucke kommenden Erscheinungen einheitlich zusammenzufassen.

Sachs bezeichnet die Anisotropie als eine die ganze Pflanzenwelt beherrschende Eigenthümlichkeit und definirt sie folgendermassen: »Unter Anisotropie ist die Thatsache zu verstehen, dass die verschiedenen Organe einer Pflanze unter der Einwirkung derselben äusseren Kräfte die mannigfaltigsten Richtungen annehmen.[1]«

---

[1] Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Leipzig 1882, S. 885. Die ersten Angaben über die Verhältnisse der Anisotropie machte Sachs (1879) in seiner Abhandlung: Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile in den »Arbeiten des botanischen Instituts zu Würzburg«, Bd. II, 1882, S. 226 ff.

Sachs theilt die Erscheinungen der Anisotropie in zwei Classen, indem er orthotrope und plagiotrope Organe unterscheidet. Orthotrop ist ein Organ, wenn es unter gewöhnlichen Lebensverhältnissen auf horizontaler Erdoberfläche bei allseitig gleicher Beleuchtung vollkommen senkrecht aufwärts oder vollkommen senkrecht abwärts wächst. Plagiotrope Organe sind hingegen diejenigen, welche unter dem Einflusse derselben äusseren Kräfte schiefe Richtungen zum Horizont oder geradezu horizontale Lage annehmen und zugleich das Streben haben, ihre ebenen Flächen dem stärksten Lichte rechtwinkelig darzubieten. [1]

Orthotrop sind beispielsweise die Hauptstämme der meisten Bäume, die Hauptaxen der krautigen Gewächse, die Hauptwurzeln der Pflanzen. Blätter, Nebenwurzeln, Seitensprosse sind hingegen plagiotrop.

Nach der Auffassung von Sachs, welcher wohl nichts entgegengehalten werden kann, ist die Anisotropie der Pflanzenorgane nichts Anderes, als der Ausdruck ihrer verschiedenen Reizbarkeit für den Einfluss äusserer Kräfte, in erster Linie des Lichtes und der Schwerkraft. [2]

Die Ursache der Anisotropie liegt also in einer Eigenschaft der lebenden Pflanzensubstanz, in dem Bildungstrieb; hervorgerufen wird sie aber durch äussere Einflüsse. Sehr treffend bezeichnet Sachs diesen unter äusseren Einflüssen in verschiedener Weise zum Ausdrucke gelangenden Gestaltungstrieb als Reizbarkeit. Denn diese äusseren Einflüsse machen sich durchaus als Reize geltend, aber als Reize, welche durch die Lage der betreffenden Organe gegeben sind; nur muss das Wort Lage hier in zweifachem Sinne genommen werden: erstlich als Ausdruck für die räumliche Beziehung des betreffenden Pflanzentheiles zum Horizont, sodann als Ausdruck für die räumliche Beziehung eines Organes zu demjenigen Organ, aus welchem das erstere hervorgegangen ist. Ein Seitenorgan ist entweder so organisirt, dass es nur als ein Seitenorgan zur Entwicklung kommen kann, z. B. ein Blatt,

---

[1] Sachs' Vorlesungen, S. 861.

[2] Sachs, l. c. S. 859.

welches in der Regel, ja man kann sagen, fast ausnahmslos seinen plagiotropen Charakter bewahrt;[1] oder es ist so organisirt, dass es bei allseitig gleichartiger Einwirkung der äusseren Einflüsse den orthotropen Charakter annehmen kann, z. B. die Axillarknospe einer Fichte oder Tanne, welche unter gewöhnlichen Verhältnissen einen plagiotropen Spross hervorbringt, beim Absterben oder bei künstlicher Beseitigung der Terminalknospe diese letztere substituirt, wobei der aus einer solchen Knospe hervortretende Spross den orthotropen Charakter annimmt.

Nicht nur die Richtungen, sondern auch die Gestalten der Pflanzenorgane stehen, wie schon erwähnt, unter der Herrschaft der Lage, und auch bezüglich der je nach der Lage zustande kommenden Formen der Organe ist die letzte Ursache in den Eigenschaften der lebenden Substanz, das Hervorrufende in den durch die Lage gegebenen äusseren Verhältnissen zu suchen.

Es hat bereits Sachs auf solche Zusammenhänge zwischen Richtung und Form hingewiesen, indem er zeigte, dass alle orthotropen Organe einen radiären Bau besitzen, hingegen alle dorsiventral gebauten Organe der Plagiotropie unterliegen.[2] Doch gibt es verschiedene plagiotrope Organe mit anscheinend radiärem Baue. Die morphologischen Ursachen der Plagiotropie entziehen sich hier, wie Sachs[3] angibt, der directen Wahrnehmung.[4]

---

[1] Nur in seltenen Ausnahmsfällen kann ein Blatt auch einen orthotropen Charakter annehmen, wenn es z. B. durch Einrollung — secundär — in ein radiär gebautes Organ umgewandelt wird, worauf zuerst von Sachs (l. c. S. 864) die Aufmerksamkeit gelenkt wurde.

[2] Sachs, l. c. S. 861.

[3] L. c. S. 861.

[4] Es wird wohl auch in diesen Fällen mit der Zeit gelingen, die morphologischen Ursachen der Plagiotropie ausfindig zu machen. Einen diesbezüglichen Fall habe ich schon vor längerer Zeit angegeben. Die epicotylen, beziehungsweise hypocotylen Stengelglieder vieler Keimpflanzen nutiren mehr oder minder stark, haben also einen plagiotropen Wuchs und sind doch radiär gebaut. Ich habe aber gezeigt, dass diese Stengelglieder sich von den typisch radiär gebauten und orthotropen Pflanzentheilen durch Ungleichseitigkeit der Anlage unterscheiden: eine Seite des betreffenden Stengelgliedes, die später convexe Seite, ist länger als die entgegengesetzte, die später concav werdende. Aus

Der genannte Forscher nahm aber auf die Beziehung zwischen Lage und Gestalt der Organe nur insoweit Rücksicht, als die Form (inclusive Bau) der letzteren als eine nähere Ursache der Richtung der Pflanzentheile anzusehen ist.

Ich werde hingegen zeigen, dass die Lage der Organe in dem oben bezeichneten Sinne auch ganz unabhängig von den resultirenden Richtungen die Gestalt der Pflanzenorgane beeinflusst. Für die Darlegung dieser Verhältnisse komme ich mit den Begriffen Anisotropie, Orthotropie und Plagiotropie nicht aus, sondern sehe mich, aus ähnlichen Gründen wie Sachs, genöthigt, einige neue Begriffe aufzustellen, welche den Zweck haben, die Einzelerscheinungen, welche aus der Beziehung der Lage zur Form der Pflanzenorgane resultiren, einheitlich zusammenzufassen.

Der oben definirten Anisotropie stelle ich die Anisomorphie gegenüber, und verstehe unter letzterer jene Grundeigenthümlichkeit der lebenden Pflanzensubstanz, der zufolge die verschiedenen Organe der Pflanze, je nach ihrer Lage zum Horizonte oder zur Abstammungsaxe die Fähigkeit haben, verschiedene typische Formen anzunehmen.

Da Sachs bestimmte Relationen zwischen Form und Richtung der Pflanzenorgane nachgewiesen hat, so ist wohl zunächst zu prüfen, ob nicht der Begriff der Anisotropie jenen der Anisomorphie überflüssig macht, wobei von der freilich nur nebensächlichen theilweisen Nichtübereinstimmung der wörtlichen Bedeutung mit dem sachlichen Inhalte abgesehen wird.

Diese Frage erscheint mir umso berechtigter, als die regelmässigen Pflanzenformen, also diejenigen von radiärem Baue, durchaus orthotrop sind, hingegen die nicht regelmässigen (symmetrischen und asymmetrischen) in der Regel den plagiotropen Charakter an sich tragen, und durch die Änderung der Lage die Pflanzenorgane oft ebensowohl einen Umschlag des radiären Baues in den symmetrischen und umgekehrt, als auch

---

dieser Ungleichseitigkeit der anfangs orthotropen Organtheile habe ich ihre später auftretende einfache (spontane) Nutation abgeleitet. Näheres hierüber siehe Wiesner, Wachsthumsgesetze der Pflanzenorgane. Sitzungsb. d. kais. Akad. d. Wissensch. Bd. 88 (1883) S. 526 und S. 535—536.

eine Umwandlung der orthotropen Richtung in die plagiotrope erfahren [1].

Vor Allem ist zu bemerken, dass die Einzelerscheinungen der Anisotropie mit denen der Anisomorphie sich durchaus nicht decken. Indem beispielsweise das Laubblatt sich so wendet, dass es eine bestimmte, endlich stationäre Richtung zum einfallenden Lichte annimmt, also wie man jetzt allgemein nach meinem Vorschlage sagt, die »fixe Lichtlage« gewinnt, so ist dies eine Erscheinung der Plagiotropie, also ein specieller Fall der Anisotropie. Wenn aber ein Blatt, welches seiner Anlage nach symmetrisch ist, infolge seiner Lage asymmetrisch wird, so ist dies ein Fall, der sich unter die Anisotropie nicht bringen lässt, da er wohl der Ursache nach mit der Richtung etwas zu thun hat, dem Effecte nach aber lediglich die Form betrifft.

Solche specifische Fälle der Anisomorphie werde ich in dieser Abhandlung reichlich vorführen. In allen diesen Erscheinungen, überhaupt in allen Fällen der Anisomorphie, sind Lage und Form der Organe ursächliche Momente, den schliesslichen Effect bildet die Gestalt; in allen Erscheinungen der Anisotropie bilden wohl auch Lage und Form die ursächlichen Momente, den schliesslichen Effect bildet hingegen die Richtung. Daraus ist aber zu ersehen, dass, wenn auch Anisotropie und Anisomorphie aus denselben Grundursachen sich ergeben, die Erscheinungen aus logischen Gründen auseinander gehalten werden müssen, je nachdem sie die Richtung oder die Gestalt betreffen.

Das Verhältniss der Anisotropie zur Anisomorphie gestaltet sich etwa so, wie bei Krystallen das optische oder magnetische zum krystallographischen Verhalten. Alle Eigenschaften der Krystalle haben ihre bestimmte Grundursache, welche in der

---

[1] Siehe hierüber besonders Sachs, Arbeiten des botanischen Instituts zu Würzburg, Bd. II, 1882, S. 266 ff. Speciell über die durch äussere Einflüsse bedingte Umwandlung radiär gebauter Pflanzenorgane in bilaterale und dorsiventrale siehe hauptsächlich: Göbel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane (Schenk's Handbuch der Botanik, Bd. III, 1884), woselbst auch auf die einschlägige Literatur hingewiesen wird.

Form, in den Eigenschaften und in der Wechselbeziehung der Moleküle zu suchen sind. Dies hindert aber den Physiker nicht, die von den Krystallen dargebotenen Erscheinungen gesondert zu betrachten, beispielsweise die (optischen) Erscheinungen der Isotropie, beziehungsweise Anisotropie, wenn sie auch strenge am Krystallsystem haften, von den krystallographischen zu scheiden.

Es wird nach all diesen Auseinandersetzungen wohl berechtigt erscheinen, den Begriff der Anisomorphie aufzustellen.

Über die Beziehung der Lage zur Form der Pflanzenorgane habe ich schon vor Jahren mehrere Beobachtungen[1] mitgetheilt. Seit jener Zeit — also innerhalb eines Zeitraumes von etwa einem Vierteljahrhundert — habe ich, wohl nur gelegentlich, aber vielfach auf diese Beziehung geachtet und eine grosse Zahl von Thatsachen festgestellt, welche mich nach eingehender vergleichender Betrachtung zur Aufstellung des Begriffes der Anisomorphie geleitet haben.

Ich beabsichtige in einigen Abhandlungen die Resultate meiner diesbezüglichen Untersuchungen zusammenzustellen.

Die vorliegende kleine Abhandlung soll den Gegenstand einleiten durch eine Übersicht der wichtigeren gefundenen Thatsachen und durch einen Versuch, die mannigfaltigsten Phänomene, welche sich mir als Beziehung der Form der Pflanzenorgane zur Lage darstellen, unter den gemeinschaftlichen Gesichtspunkt der Anisomorphie zu bringen.

Was ich an einschlägigen Beobachtungen und Bemerkungen in der Literatur vorfand, namentlich die Beobachtungen von Hofmeister, Kny, Frank, H. de Vries und Göbel werde ich in dieser und den folgenden Abhandlungen an den entsprechenden Stellen anführen.

Es scheint mir nun vor Allem wichtig, die Lage, welche die Pflanzenorgane unter natürlichen Verhältnissen einnehmen,

[1] Beobachtungen über den Einfluss der Erdschwere auf Grössen- und Formverhältnisse der Blätter. Sitzungsberichte der kais. Akademie d. Wissensch., Bd. 58, 1. Abth. (1868). Einige kurze Bemerkungen über den Einfluss der Lage auf den Gestaltungsprocess der Pflanze habe ich in meinen »Elementen der wiss. Botanik« (Bd. III, Biologie. Wien 1889, S. 28 ff.) vorgebracht.

in einer für unsere Zwecke möglichst genauen Weise festzustellen.

Man begnügte sich bisher damit, die Lage der Organe gegen den Horizont als vertical oder als geneigt zu bezeichnen. Die verticalen (orthotropen) Organe haben entweder die aufrechte oder die nach abwärts gekehrte Stellung, je nachdem sie entweder wie die Hauptstämme nach aufwärts, oder wie die Hauptwurzeln nach abwärts wachsen. Die geneigten (plagiotropen) Organe schliessen mit der absoluten Verticalen des betreffenden Ortes einen Winkel ein, welcher auch ein rechter sein kann, so dass die natürliche horizontale Lage sich als ein Specialfall der geneigten darstellt.

Für lineare und radiär gebaute Pflanzentheile ist diese Richtungsangabe eine ausreichende, nicht aber für die so ausserordentlich häufig vorkommenden flächenförmig ausgebildeten, z. B. für Blätter, flächenförmig ausgebildeten Thallus u. s. w., überhaupt nicht für solche Organe, bei welchen die Längen- und Breitendimensionen jene der Dicke überragen, die also platt oder flach gebaut sind.

Bezüglich dieser »plagiotropen« Organe müssen zwei verschiedene Richtungen unterschieden werden:

1. die hemiorthotrope, und
2. die wahre schiefe oder, um dem gebräuchlichen Ausdruck »plagiotrop« nicht einen doppelten Sinn zu geben, die klinotrope Lage.

Die orthotrope Lage bedarf keiner weiteren Erläuterung.

Die hemiorthotrope Lage ist dadurch ausgezeichnet, dass die Hälften des Organes in gleicher Höhe über dem Horizont liegen. Man wird sich leicht eine richtige Vorstellung von diesem sehr charakteristischen und sehr häufig vorkommenden Lageverhältniss machen können, wenn man ein vom Stamme losgelöstes Blatt schief gegen den Horizont hält, aber so, dass die Mittelrippe gerade genau gegen den Beschauer zu und geneigt nach abwärts läuft, und wenn man es dann so orientirt, dass beide Hälften gleich hoch stehen, wobei alle correspondirenden Punkte gleich weit von dem Beschauer entfernt sind. Diese hemiorthotrope Lage ist dadurch ausgezeichnet, dass die normale Medianebene, d. i. eine auf der Blatt-

fläche senkrechte, durch den Mittelnerv gehende Ebene auch auf dem Horizont senkrecht steht.

Geometrisch lässt sich die hemiorthotrope Lage eines Organs folgendermassen charakterisiren. Sie entspricht vor Allem einer ebenen Fläche, welche sowohl in der verticalen, als auch in der horizontalen Projectionsebene, wenn auch in Grenzfällen erst in unendlicher Entfernung, mit horizontaler Trace einschneidet. Die darstellende Geometrie bezeichnet eine solche Ebene als eine zur Projectionsaxe parallele Ebene. Wenn nun ein Organ in einer solchen Ebene gelegen ist und seine Medianfläche auf beiden Projectionsebenen senkrecht steht, also der Kreuzriss- oder Profilebene parallel ist, so ist die hemiorthotrope Lage erreicht.

Zum Zwecke der Charakteristik der hemiorthotropen Lage des Organs ist es aber nicht nothwendig, dasselbe auf beide Projectionsebenen zu beziehen, denn strenge genommen wird dieser Lage jede Ebene entsprechen, ob sie senkrecht, geneigt oder parallel zum Horizont ist, wenn nur das betreffende Organ in dieser Fläche so liegt, dass die Medianebene auf dem Horizont senkrecht steht.

Aus dieser geometrischen Betrachtung ergibt sich, dass als Grenzfälle der hemiorthotropen Lage auch die verticale und die horizontale Richtung anzusehen sind. Aber auch in diesen Fällen liegen die Hälften des Organs in gleicher Höhe über dem Horizont und besitzen eine gleiche Neigung gegen die verticale Medianebene.

Die eigentliche schiefe oder klinotrope Lage eines flächenförmigen Organs ist dadurch charakterisirt, dass dasselbe in einer Ebene gelegen ist, welche sowohl gegen die beiden Projectionsebenen, als gegen die Kreuzrissebene geneigt ist. Die Medianebene eines klinotropen Organs steht schief zum Horizont. An klinotropen Organen ist eine obere und eine untere Hälfte zu unterscheiden, an hemiorthotropen Organen eine rechte und eine linke Hälfte.

Man kann die geneigte Lage regelmässiger Organe auch der hemiorthotropen Lage unterordnen, da auch die Mediane solcher geneigter Organe senkrecht auf dem Horizont steht. Nur unterscheiden sich die regelmässigen, in hemiorthotropen Lagen

befindlichen Organe von den symmetrischen, in derselben Lage befindlichen dadurch, dass erstere mehrere bis unendlich viele, letztere aber nur eine Symmetrieebene besitzen. Man wird aber der Einfachheit halber diese Zusammenziehung unter einen Begriff sich umsomehr erlauben können, als die regelmässigen Organe bei geneigter Lage die Tendenz haben, symmetrisch zu werden, und wenn sie die symmetrische Form angenommen haben, factisch nur eine Symmetrieebene besitzen, welche natürlich auch senkrecht auf dem Horizont steht.

Ein ausgezeichnetes Beispiel der hemiorthotropen Lage bilden die sogenannten Wurzelblätter (grundständige Blätter) der Pflanzen. Die gewöhnliche Lage der Sprosse der Ulmen und Buchen ist die hemiorthotrope: die rechts und links am Stamme liegenden Blätter besitzen eine gleiche Neigung gegen den Horizont. Aber, soferne der Spross gegen den Horizont geneigt ist, und das ist ja die Regel, befindet sich jedes Blatt in einer schiefen Lage, in welcher man eine obere und eine untere Hälfte unterscheiden kann, von welchen die erstere der Sprossaxe zugekehrt, die letztere von dieser abgekehrt ist. Nur das Endblatt, welches in der Richtung der Sprossaxe liegt, ist hemiorthotrop gelagert. Die unpaarig gefiederten Blätter sind als solche in der Regel hemiorthotrop, die seitlichen Fiederblättchen sind dann klinotrop, das Endblättchen hemiorthotrop gelagert.

Ich komme auf diese beiden Lageverhältnisse später noch oftmals zurück; die vorgeführten Beispiele haben nur den Zweck, die beiden neu eingeführten Begriffe zu veranschaulichen.

Die hier präcisirten Begriffe haben für die Erkennung der Beziehung zwischen der Lage der Organe zum Horizont und ihrer Gestalt eine grosse Bedeutung, denn es wird sich in der Folge die Thatsache herausstellen, dass die Organe je nach ihrer orthotropen, hemiorthotropen oder klinotropen Lage regelmässige, symmetrische und asymmetrische Formen annehmen.

Ich werde im Nachfolgenden nur die Beziehung der Lage zur Form für die Vegetationsorgane festzustellen suchen, also für Blätter, Stämme, Wurzeln, Sprosse und Spross-

systeme. Die entsprechenden Relationen bezüglich der Blüthentheile sollen einstweilen unerörtert bleiben, weil dieselben durch Eingriff anderer formbildender Factoren allzusehr complicirt sind.

Bezüglich der Vegetationsorgane fallen in vielen Fällen die formbildenden Einflüsse der Lage so sehr ins Gewicht, dass sich die Abhängigkeit der Form von der Lage immerhin deutlich erkennen lässt, was bei den Blüthentheilen in diesem Masse nicht der Fall ist.

Freilich wird man auch in Hinsicht auf die Vegetationsorgane nicht aus dem Auge verlieren dürfen, dass ausser der Lage noch andere Momente auf die Formbildung der Organe einwirken, die sich häufig genug der Auffindung entziehen. Diese Erwägung erschwert allerdings die Aufstellung allgemeiner Gesetze. Allein Schwierigkeiten dieser Art finden wir allenthalben auf dem Gebiete der organischen Morphologie. Es dürfen uns aber diese Schwierigkeiten nicht hindern, den Bildungsgesetzen auch dann nachzuspüren, selbst wenn mancher Einzelfall einstweilen unerklärt bleiben muss.

In Betreff der Vegetationsorgane stelle ich folgende durch die Lage hervorgerufene Formverhältnisse in den Vordergrund:

a) Das Blatt betreffend:

1. Die symmetrische Ausbildung des Blattes bei gewöhnlich hemiorthotroper Lage des betreffenden Organs.

2. Die asymmetrische Ausbildung des Blattes bei gewöhnlich schiefer (klinotroper) Lage.

b) Den Stamm betreffend:

3. Die regelmässige Ausbildung des Querschnittes bei aufrechter Lage des Stammes.

4. Die Symmetrie des Querschnittes bei geneigter Lage des Stammes.

c) Die Wurzel betreffend:

5. Die regelmässige Ausbildung des Querschnittes bei vertical nach abwärts gerichtetem Organ.

6. Die Symmetrie des Wurzelquerschnittes bei geneigter Lage des Organs.

d) Den beblätterten Spross betreffend:

7. Die Anisophyllie, d. i. die Ungleichblätterigkeit infolge der Lage.

e) Sprosssysteme betreffend:

8. Förderung der an der Oberseite des Sprosses gelegenen Axillarknospen.

9. Förderung der an der Unterseite des Sprosses gelegenen Axillarknospen.

10. Förderung der an der Oberseite des Sprosses gelegenen Adventivknospen.

11. Förderung der Sprosse an der Oberseite der geneigten Muttersprosse.

12. Förderung der Sprosse an der Unterseite der geneigten Muttersprosse.

13. Förderung der seitlichen Sprosse an geneigten Muttersprossen.

Ich werde diese typischen Fälle hier der Reihe nach durch Vorführung charakteristischer Beispiele illustriren und versuchen, die Beziehung der Lage zur Form der Pflanzenorgane nicht nur zu beschreiben, sondern, dem Zwecke dieser Einleitung in den Gegenstand entsprechend, auch insoweit zu erklären, als erforderlich ist, um zu zeigen, dass die durch die Lage bedingte Form der Organe sich als ein Gesammteffect darstellt, bei welchem zahlreiche durch die Lage gegebene Momente in Betracht kommen, die in ihrem wechselvollen Zusammenwirken jene grosse Mannigfaltigkeit der einschlägigen Erscheinungen hervorrufen, welche ein klares Erfassen der betreffenden Grunderscheinungen so ausserordentlich erschweren und eine tiefere Einsicht in den Zusammenhang dieser Verhältnisse bisher verhinderten.

I. Die Symmetrie gewöhnlich hemiorthotrop gelagerter Organe.

Am klarsten stellt sich der Zusammenhang zwischen Symmetrie und hemiorthotroper Lage bei den Blättern grund-

ständiger Blattrosetten dar. Die grundständige Blattrosette ist regelmässig, und diese Regelmässigkeit kommt einerseits durch die gleiche Winkelentfernung der Blätter, und anderseits dadurch zustande, dass die Medianebene jedes Blattes durch die Stammaxe geht, also eine Verticalebene ist.

Die Regelmässigkeit der Blattrosette, welche nur dadurch etwas alterirt ist, dass die Blätter ihrer Entwicklungsfolge nach nicht gleich gross sind, ist indess für uns nebensächlich. Hauptsache ist, dass jedes Blatt die hemiorthotrope Lage einnimmt.

Diese hemiorthotrope Lage der grundständigen Blätter ist in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle vollständig realisirt, und nur in Ausnahmsfällen, z. B. bei ungleicher Beleuchtung verschiedener Blätter der Rosette, stellen sich kleine Unregelmässigkeiten ein.

Wie es auf der einen Seite Regel ist, dass die Blätter der grundständigen Blattrosette hemiorthotrop gelagert sind, so ist es anderseits Regel, dass ihnen die symmetrische Gestalt zukommt. Dieses Zusammenfallen einer bestimmten Lage mit einer bestimmten Form ist wohl kein zufälliges, es darf hier wohl ein causaler Zusammenhang angenommen werden.

Für diesen causalen Zusammenhang sprechen vor Allem folgende Thatsachen. Alle im Sinne der verticalen thätigen Kräfte, in erster Linie die Schwerkraft, und alle in diesem Sinne wirksamen Einflüsse, wie Beleuchtung und Erwärmung, endlich alle in diesem Sinne thätigen physikalischen Vorgänge, wie Wärmeausstrahlung, Verdunstung, Benetzung mit Wasser durch atmosphärische Niederschläge, beeinflussen die beiden Hälften jedes Blattes in gleicher Weise, und es ist wohl von vorneherein der Gedanke kaum abzuweisen, dass dieses gesammte, nicht nur in der Ontogenese, sondern auch in der Phylogenese erhalten bleibende Verhältniss zur Symmetrie des Blattes führen muss.

Dass thatsächlich ein ursächlicher Zusammenhang zwischen der constant symmetrischen Form und der constant hemiorthotropen Lage besteht, folgt aus zahlreichen Versuchen über das Asymmetrischwerden symmetrisch angelegter Blätter, worüber im nächsten Paragraphen einige Thatsachen mitgetheilt

werden sollen. Ich bemerke hier nur, dass sich ein Asymmetrischwerden infolge künstlich geänderter Lage gerade bei Wurzelblättern durch das Experiment nur schwer und selten deutlich erzielen lässt, da sich offenbar infolge der constant hemiorthotropen Lage der grundständigen Blätter im Laufe der phylogenetischen Entwicklung die Symmetrie so festgesetzt hat, dass eine Erschütterung dieses morphologischen Verhältnisses durch geänderte Lage im Laufe einer Ontogenese von vornherein wenig Wahrscheinlichkeit hat und thatsächlich in vielen Fällen nicht oder doch nicht deutlich durch das Experiment zur Anschauung gebracht werden kann.

Prüft man die gewöhnlich symmetrischen Laubblätter in Bezug auf ihre gewöhnliche Lage, so findet man, dass dieselbe die hemiorthotrope mit Einschluss der Grenzfälle, nämlich der verticalen und horizontalen ist. Ich habe im Laufe der Zeit ausserordentlich viele Gewächse in dieser Richtung untersucht und habe diese Regel bestätigt gefunden. Es kommt namentlich bei Annahme der fixen Lichtlage häufig zur »schiefgeneigten« Lage, und unter starker Abweichung von der normalen Orientirung tritt dann nicht selten der Fall ein, dass das betreffende Blatt, soferne es noch stark wachsthumsfähig ist, asymmetrisch wird. Man kann in einem solchen Falle wirklich sagen, dass die Ausnahme die Regel bestätigt.

Bemerkenswerth erscheint mir das gewöhnliche Zusammentreffen von Anisophyllie und Symmetrie der Blätter, welches so zu erklären ist, dass gerade bei Anisophyllie die Blätter die Tendenz zu steter hemiorthotroper Lage besitzen, während bei Sprossen, welche der Anisophyllie nicht unterliegen, die klinotrope Lage der Blätter die Regel bildet; diese Lage führt aber zur Asymmetrie, wie im nächsten Paragraphen näher auseinandergesetzt werden wird.

Nicht minder bemerkenswerth ist die Thatsache, dass das Endblättchen eines gefiederten Blattes symmetrisch ist, während in der Regel die Seitenblättchen die asymmetrische Form besitzen. Das ganze Fiederblatt ist gewöhnlich hemiorthotrop. Es ist nun leicht einzusehen, dass bei dieser Lage nur das Endblättchen die hemiorthotrope Lage besitzen kann, die Seitenblättchen hingegen klinotrop sind; an jenem ist eine rechte

und linke, an diesen hingegen eine obere und untere zu unterscheiden.[1]

Es muss ferner auffallend erscheinen, dass die Fiederblätter von *Robinia*-Arten durchaus symmetrisch sind, nämlich die Seitenblättchen ebensowohl als das Endblättchen. Dass in diesem Falle auch die Seitenblättchen symmetrisch sind, dürfte wohl seinen Grund in dem Umstande haben, dass dieselben periodische Bewegungen durchmachen, in welchen sie lange Zeit in der vertical aufwärts beziehungsweise vertical aufwärts gerichteten Lage zubringen. In dieser Zeit kann aber eine Bevorzugung einer Blatthälfte nicht eintreten. Die ungleiche in der Zwischenzeit stattfindende Beeinflussung der Blatthälften ist wohl nur zu kurz, um eine nachweisliche Bevorzugung einer derselben zu ermöglichen.

So wie ausnahmsweise symmetrische Seitenblätter an gefiedertem Laube vorkommen, so findet man ausnahmsweise auch asymmetrische Endblättchen an Fiederblättern vor. Der Grund liegt entweder in aussergewöhnlicher Abweichung von der hemiorthotropen Lage des Blattes infolge aussergewöhnlicher Beleuchtungsverhältnisse (z. B. Annahme einer fixen Lichtlage in einer Verticalebene, wo dann bei manchen Pflanzen die unteren Fiederblättchen und die untere Hälfte des Endblättchens gefördert erscheinen), oder in Bildungsursachen, welche von der Lage unabhängig sind (z. B. die oft starke Abweichung des Endblättchens von *Acer Negundo* von der symmetrischen Gestalt).

Was die Form der Anlage typisch symmetrischer Blätter in ihrer Beziehung zur späteren Gestalt anbelangt, so ist dieselbe fast immer eine symmetrische, sehr selten eine regelmässige, niemals eine asymmetrische, woraus mit Rücksicht auf den gewöhnlichen Fall der symmetrischen Gestalt die

[1] Mit selbstverständlicher Ausnahme jenes Grenzfalles, welcher durch die horizontale Lage gegeben ist, in welchem Falle die Hälften des Blattes wie bei hemiorthotroper Lage gleich hoch liegen, und von einander nur dadurch bezüglich der Lage verschieden sind, dass die eine Hälfte vorn, die andere hinten gelegen ist. Der andere Grenzfall, dass das ganze Fiederblatt vollkommen vertical steht, ist wohl niemals oder nur in ausserordentlich seltenen Fällen realisirt.

Vermuthung abgeleitet werden könnte, dass die hemiorthotrope Lage die symmetrische Gestalt bloss erhält, und nicht geradezu hervorruft. Da aber stets das fertige Organ eine weitaus prägnanter erscheinende symmetrische Gestalt besitzt, als der Anlage zukam, so darf die Lage als bei dem Zustandekommen der Form mitwirkend angenommen werden, wofür später bestimmte Beweise vorgeführt werden sollen.

II. Die Asymmetrie gewöhnlich schief (klinotrop) gelagerter Blätter.

Es kann einer aufmerksamen Beobachtung nicht entgehen, dass die schief (asymmetrisch) geformten Blätter in der Regel eine zum Horizonte schief geneigte Lage einnehmen, so dass auch die durch solche Blätter gelegte Medianebenen schief sind. Ich erinnere hier an die bekanntesten Beispiele von »Schiefblättern«, an *Begonia* und *Ulmus*.

Bei der ersteren wird man wohl mancherlei Abweichungen von der angeführten Regel finden, namentlich bei Blättern von geringer Asymmetrie; aber auch bei stark asymmetrischen Blättern kann unter bestimmten Beleuchtungsverhältnissen die hemiorthotrope Lage eingenommen werden. Allein im grossen Ganzen sind das doch nur Ausnahmsfälle.

Bei der Ulme bringt es die Anordnung des Laubes und deren normale fixe Lichtlage mit sich, dass die Blätter in der Regel klinotrop sind. Der Spross als Ganzes betrachtet ist gewöhnlich hemiorthotrop; da aber die Blätter zweireihig und in einer Ebene ausgebreitet sind, so müssen alle seitlichen Blätter klinotrop gelagert sein. Nur in einem der Grenzfälle der hemiorthotropen Lage der Sprosse, wenn diese Lage nämlich die horizontale ist, sind die durch die Lage gegebenen Einflüsse auf die beiden Hälften eines Blattes in dem gleichen Sinne und in dem gleichen Masse thätig, und könnten dann rückbildend, nämlich im Sinne der symmetrischen Ausbildung des Blattes thätig sein. Diese Lage ist aber doch relativ zu selten, als dass angenommen werden könnte, dass sie auf den Habitus des Blattes einen stärkeren Einfluss auszuüben vermöge. Dem häufigsten Falle der Lage entspricht eben auch der häufigste

Fall der Gestalt: Das Blatt der Ulme ist klinomorph, also schief gestaltet und schief gestellt.

Man darf aber auch wohl sagen: schief gestaltet infolge der schiefen (klinotropen) Lage. Dieser Einfluss der Lage auf die Form tritt bei dem Ulmenblatte allerdings nicht mit jener Klarheit wie in anderen Fällen, auf die ich später zu sprechen komme, hervor, da bei dem Blatte der Ulme ausser der unmittelbaren Einwirkung der äusseren durch die Lage gegebenen Einflüsse noch andere formbestimmende Momente ins Spiel kommen, welche durch die Erblichkeit fixirt sind. Allein es lässt sich auch bezüglich des Ulmenblattes die Einwirkung der Lage zum Horizont auf die Form nachweisen. Ich habe schon in meiner im Jahre 1868 veröffentlichten Abhandlung gezeigt, dass das Grössenverhältniss der oberen zu den unteren Hälften beim Ulmenblatte je nach dessen Neigung zum Horizont ein verschiedenes ist. An einem und demselben Baume der Ulme (*Ulmus campestris*) war das Verhältniss der kleineren (gewöhnlich unteren) Blatthälften zu den grösseren

bei horizontaler Lage des Sprosses wie 1 : 1·27
» vertical aufrechter Lage . . . . . . » 1 : 1·22
» » abwärts gekehrter Lage » 1 : 1·53.

Daraus ergibt sich, dass die unteren Hälften relativ mehr Masse als die oberen gewinnen.

Im Laufe der Jahre habe ich vielfache Versuche über die Abänderung der Asymmetrie der Ulmenblätter durch die Lage zum Horizont angestellt. Es zeigte sich, dass die Asymmetrie der Blätter nach der Individualität der Bäume nicht unerheblichen Schwankungen ausgesetzt ist. Am deutlichsten prägen sich diese Unterschiede aus, wenn man das zuletzt gebildete Blatt, in dessen Achsel die die Terminalknospe substituirende Axillarknospe steht,[1] und deren Mittelrippe etwa in der Richtung der Sprossaxe steht, mit den tiefer situirten, seitlich stehenden vergleicht. Es gibt Bäume, bei welchen diese Endblätter der Sprosse noch sehr stark asymmetrisch sind, andere, an welchen diese Asymmetrie nur wenig ausgebildet ist, andere, an welchen sie kaum wahrgenommen werden kann. Die seitlich

---

[1] Wiesner, Biologie, S. 53 ff. Fig. 7.

stehenden Blätter sind aber alle mehr oder minder stark asymmetrisch. Die Tendenz zur symmetrischen Ausbildung ist mithin in dem Endblatt am stärksten vorhanden. Dieses Blatt befindet sich aber in der Regel in der hemiorthotropen Lage, während die Seitenblättchen klinotrop sind. Da aber dieses Blatt nicht etwa wie das Endblättchen eines Fiederblattes in bestimmter Weise vorgebildet ist, vielmehr entwicklungsgeschichtlich mit den seitlichen, asymmetrisch gewordenen Blättern übereinstimmt (indem bei früherem Abschluss des Sprosses jedes der Seitenblätter hätte zum Endblatt des Sprosses werden können), so sieht man wohl deutlich die directe, ontogenetisch sich vollziehende Beeinflussung der Form des Blattes durch die Lage.

Bei allen von mir untersuchten Holzgewächsen, welche in Bezug auf die Anordnung und auf die fixe Lichtlage der Blätter mit *Ulmus* übereinstimmen, habe ich beobachtet, dass sie sich im Wesentlichen so wie *Ulmus* verhalten, d. h. es haben die Gewächse bei der gewöhnlichen (hemiorthotropen) Lage der Zweige die Tendenz ihre seitlichen Blätter asymmetrisch und das Endblatt symmetrisch umzubilden. Namentlich *Fagus* ist in dieser Beziehung ein ausgezeichnetes Beispiel.[1]

Dieser Baum ist aber auch noch in anderer Beziehung für unsere Betrachtung von grossem Interesse. Wie nämlich Hofmeister[2] zuerst nachgewiesen hat, so sind die Blattanlagen desselben in dem Zustande, in welchem sie sich in der Knospe vorfinden, asymmetrisch. Im ausgebildeten Zustande erscheinen nun alle seitlichen Blätter eines in hemiorthotroper Lage befindlichen Sprosses asymmetrisch, das Endblatt mehr oder minder deutlich, oft vollständig symmetrisch. Dieses symmetrische Blatt ist also aus einer asymmetrischen Anlage unter dem Einflusse der hemiorthotropen Lage hervorgegangen.

---

[1] Ich habe bezüglich der Buche schon in meiner Abhandlung aus dem Jahre 1868 dargelegt, dass die Seitenblätter der Sprosse asymmetrisch, das Endblatt ganz oder nahezu symmetrisch ist.

[2] Allgemeine Morphologie, S. 587.

Die an der Buche und anderen Holzgewächsen vorkommenden sympodialen Sprosse [1] stimmen bei hemiorthotroper Lage mit unpaarig gefiederten Blättern im Habitus überein, denn auch bei diesen ist — und wie schon bemerkt wurde infolge der Lage — das Endblättchen gewöhnlich symmetrisch, jedes seitlich stehende Fiederblättchen hingegen gewöhnlich asymmetrisch.

Während aber diese eigenthümlichen Formverhältnisse an den sympodialen Sprossen sich ontogenetisch vollziehen, kommen sie — so muss man annehmen — an den Fiederblättern zumeist erst phylogenetisch zur Entwicklung. Doch kann, wie schon oben erwähnt wurde, das Grössen- und Formverhältniss der Blättchen eines Fiederblattes auch während der Individualentwicklung durch die Lage geändert werden.

Die unmittelbare Beobachtung hat bisher nur eine Förderung der unteren Blatthälfte kennen gelehrt. Es kommt aber, wie bekannt, nicht selten vor (Ulme, *Begonia*), dass an schiefen Blättern die oberen Blatthälften gefördert erscheinen. Ob dies im Laufe der phylogenetischen Entwicklung durch das Moment der Lage oder auf eine andere Weise bewirkt wurde, kann einstweilen noch nicht entschieden werden.

Es ist schon oben bemerkt worden, dass die Form der Blätter bei der Buche im Knospenzustande eine asymmetrische ist, und dass trotzdem sich aus solchen Anlagen symmetrische Blätter entwickeln können. Dies ist wohl nur ein Ausnahmsfall, denn nach vielen Beobachtungen, welche von Hofmeister angestellt wurden, sind die Anlagen asymmetrischer Blätter selbst schon, wenigstens in jenem vorgeschrittenen Zustande, in welchem sie sich in der Knospe, tief unter dem Vegetationspunkte, befinden, asymmetrisch. Für unsere Betrachtung ist es aber von Wichtigkeit zu wissen, dass im ausgebildeten Zustande asymmetrische Blätter im Knospenzustande symmetrisch sein können. Auch hiefür hat Hofmeister [2] zahlreiche Beispiele angeführt, namentlich seitliche Fiederblättchen

---

[1] Wiesner, Biologie, S. 53, ff.

[2] Allgemeine Morphologie, S. 592.

von Holzpflanzen. Diese symmetrischen Blattanlagen werden unter dem Einflusse der — gewöhnlich hemiorthotropen — Lage asymmetrisch, können aber symmetrisch bleiben, wenn sie im Laufe der Entwicklung constant, oder vorwiegend (siehe oben S. 670 *Robinia* betreffend) die verticale, beziehungsweise horizontale Lage einhalten.

Blätter, welche im ausgebildeten Zustande asymmetrisch sind und aus asymmetrischer Anlage hervorgehen (wie z. B. die Blätter von *Ficus repens*), mögen vielleicht infolge anderer als der durch die Lage gegebenen Verhältnisse diese Form angenommen haben. Allein, da die Beziehung zwischen der Form und der Lage der Organe im Grossen und Ganzen doch sehr constant ist, so möchte wohl die Annahme grosse Wahrscheinlichkeit besitzen, dass die ursprünglich durch die Lage hervorgebrachte Form im Laufe der phylogenetischen Entwicklung im Organismus so festen Fuss gefasst hat, dass schon die Anlagen den asymmetrischen Charakter angenommen haben.

Die Gestaltverhältnisse der Blätter an einem ausgewachsenen Spross der Buche sind desshalb besonders bemerkenswerth, weil das in der Richtung des Sprosses gelegene jüngste Blatt ganz oder nahezu ganz symmetrisch, alle anderen Blätter aber asymmetrisch sind, und weil alle diese Blätter aus einer asymmetrischen Anlage hervorgegangen sind.

Die schliesslich entstehenden Blattformen sind im Vorhergehenden als eine Folge der Lage aufgefasst worden. Man könnte aber auch die Beziehung des Blattes zur tragenden Axe zur Erklärung heranziehen, indem man darauf hinweisen könnte, dass das Verhältniss der Axe zum Endblatte ein anderes ist, als das zu den Seitenblättern, wie schon der Augenschein lehrt. Wie aber dieses allerdings verschiedene Verhältniss der Axe zu den Blättern dahin führen soll, dass sich in dem einen Fall das Blatt symmetrisch, in dem anderen Fall asymmetrisch ausbildet, ist einstweilen noch nicht zu verstehen, während der Zusammenhang zwischen Lage und der symmetrischen, beziehungsweise asymmetrischen Form einleuchtend erscheint.

Ich möchte hier noch auf eine Thatsache hinweisen, welche dafür spricht, dass die Lage bei dem Zustandekommen

der symmetrischen, beziehungsweise asymmetrischen Gestalt mitwirkt, und zum mindesten in höherem Masse betheiligt sein muss, als die anatomische Beziehung des Blattes zur Axe.

Zu diesem Behufe vergleiche ich ausgewachsene Sprosse der Linde mit ebensolchen der Buche. Beiderlei Sprosse enden mit einer an Stelle einer Terminalknospe getretenen Axillarknospe, und neben dieser letzteren steht ein Blatt in der Richtung des tragenden Internodiums. Diese beiden Sprosse unterscheiden sich aber sehr deutlich von einander. Die Internodien des Lindensprosses erscheinen knieförmig hin und her gebogen, indem der Spross jene Erscheinung zeigt, welche ich als unterbrochene Nutation früher beschrieben habe.[1] An jungen Sprossen ist diese Erscheinung ausserordentlich scharf ausgeprägt, aber auch an ganz oder nahezu ausgewachsenen Lindensprossen kann man sie gewöhnlich noch deutlich erkennen. An den Sprossen der Buche ist die unterbrochene Nutation gewöhnlich nur angedeutet. Infolge dessen ist die Sprossaxe in der Regel fast gerade, und das Endblatt steht in der Richtung dieser Sprossaxe, es steht symmetrisch zur Sprossaxe. Nicht so bei der Linde: hier hat jedes Internodium seine bestimmte Richtung, auch das letzte, und infolge dessen steht das Endblatt asymmetrisch zur Sprossaxe, nämlich seitwärts von der idealen Mittellinie der Sprossaxe. Das Endblatt eines Buchenzweiges hat desshalb gewöhnlich die hemiorthotrope, und das Endblatt der Linde gewöhnlich die klinotrope Lage. Wenn also die Lage zum Horizont für die Form des Blattes massgebend ist, so muss das Endblatt des Buchensprosses symmetrisch, und das des Lindensprosses asymmetrisch sein. Dies trifft in der That zu, und es ist die Asymmetrie des Endblattes desto auffallender, je stärker die unterbrochene Nutation ausgebildet war. Auch bei anderen Holzgewächsen mit unterbrochener Nutation und sympodialer Sprossentwicklung sieht man die Endblätter asymmetrisch gestaltet.

Für den Zusammenhang von Lage und Form des Blattes dürfte auch eine Thatsache sprechen, auf welche ich schon vor

[1] Wiesner, Sitzungsb. d. kais. Akad. d. Wissensch. Bd. 77 (1878).

Jahren die Aufmerksamkeit lenkte. Es scheint mir nämlich kein Zufall zu sein, dass jene Blätter, welche durch Luftbewegung fast fortwährend unregelmässigen Lageveränderungen ausgesetzt sind (z. B. die an schwanken Zweigen stehenden Blätter von *Lycium barbarum, Berberis vulgaris* etc.), durch eine gewisse Unregelmässigkeit ausgezeichnet sind, indem die Hälften ungleich ausgebildet sind. In manchen Fällen lässt sich diese Irregularität dadurch aufheben, dass die Blätter gezwungen werden, sich regungslos zu entwickeln.[1]

Die Abhängigkeit der Form des Blattes von der Lage wird nicht bei allen Pflanzen in gleichem Masse ausgeprägt sein, weil die Reactionsfähigkeit der Pflanzen je nach ihrem specifischen Charakter eine ausserordentlich verschiedene ist. Auf diese Weise erklärt sich manche Ausnahme von den angeführten Regeln: es können, ihrer Anlage nach, symmetrische Blätter auch bei gewohnheitsmässiger schiefer Lage symmetrisch bleiben. Im allgemeinen wird dies bei schmalen Blättern zutreffen, wo die Unterschiede in der Form der Hälften überhaupt nur geringe sind. Es kommt aber auch bei breiten Blättern, welche häufig in klinotroper Lage vorkommen (z. B. bei *Pelargonium zonale*), die symmetrische Form vor. Es wird wohl erlaubt sein anzunehmen, dass in solchen Fällen die Pflanze auf die Einflüsse der Lage nicht oder zu wenig reagirt, um die Asymmetrie der Blätter zu ermöglichen.

III. Ungleiches Dickenwachsthum geneigter Sprossaxen.

Vereinzelte Beobachtungen in dieser Richtung wurden von C. Schimper,[2] Hofmeister,[3] mir[4] und Kny[5] angestellt. Diese Beobachtungen wurden aber mehrfach verallgemeinert, bevor noch ausreichendes Materiale vorlag. Es wird heute noch häufig die Angabe Hofmeister's reproducirt, dass bei den meisten Holzgewächsen das Holz an der nach oben gewendeten Hälfte seitlicher Zweige stärker

[1] Beobachtungen über den Einfluss der Erdschwere etc. Sep.-Abd. S. 20.

[2] Amtl. Bericht über die Nat.-Vers. Göttingen 1854.

[3] Allg. Morphologie, 1868, S. 604.

[4] Beobachtungen über den Einfluss der Erdschwere etc. 1868.

[5] Über das Dickenwachsthum des Holzkörpers etc. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin. 1877.

in die Dicke wächst, als an der unteren.[1] Ich habe im Laufe der Jahre wohl Hunderte von einschlägigen Beobachtungen angestellt, welche mich in den Stand setzen, die thatsächlich herrschenden diesbezüglichen morphologischen Verhältnisse zu überschauen.

Ich werde meine auf diese Verhältnisse bezugnehmenden Beobachtungen hier in einige kurze Sätze zusammenfassen und dieselben in einer besonderen, später folgenden Abhandlung im Detail begründen.

Vorerst möchte ich aber noch zweierlei kurz bemerken. Erstens: An geneigten Ästen mit einseitiger Verdickung erscheint gewöhnlich die Rinde allseits gleichmässig verdickt. Ich habe aber schon in meiner Abhandlung aus dem Jahre 1868 Beispiele darüber angeführt, dass parallel der einseitigen Holzverdickung auch eine einseitige Rindenverdickung gehen könne. Diese Angabe stützte sich auf mikroskopische Befunde. Ich kann aber heute ein sehr auffälliges, schon mit freiem Auge leicht constatirbares Beispiel einseitiger Förderung der Rinde anführen. An der Linde ist bis zu einer bestimmten Entwicklungszeit der Holzkörper geneigter Sprosse an der Oberseite stark gefördert. In dieser Periode, welche selbst mehrere Decennien anwähren kann, ist auch die Rinde an der Oberseite stark gefördert. Ich führe folgende zahlenmässige Belege an. An einem vierzehnjährigen horizontal erwachsenen Aste der Linde (*Tilia*) hatte der Holzkörper oberseits eine Dicke von 13·8, unterseits eine Dicke von 5·5 *mm*. Die Dicke der Rinde betrug oberseits 4·5, unterseits 2·4 *mm*. Die Rinde war mithin in diesem Falle oberseits beinahe doppelt so dick als unterseits.

Sodann habe ich bezüglich der Terminologie eine Bemerkung voranzustellen. C. Schimper, welcher zuerst auf die ungleiche Dickenentwicklung des Holzkörpers geneigter Äste aufmerksam machte, bezeichnete Zweige mit oberseits gefördertem Holze als epinastische, hingegen Zweige mit unterseits gefördertem Holze als hyponastische. Da aber die Ausdrücke Epinastie und Hyponastie für etwas ganz Anderes, nämlich für

[1] L. c. S. 604.

die Bezeichnung des ungleichseitigen Längenwachsthums heute im allgemeinen Gebrauch stehen, so sind andere Ausdrücke erforderlich geworden. Ich habe für die stärkere Entwicklung des Stammes an seiner Oberseite den Namen Epitrophie, für den umgekehrten Fall den Ausdruck Hypotrophie in Vorschlag gebracht.[1]

Meine Erfahrungen über Hypotrophie und Epitrophie des Holzes geneigter Stämme lassen sich, wie folgt, zusammenfassen:

1. Die geneigten Stämme aller bis jetzt untersuchten Coniferen besitzen unter normalen Verhältnissen einen hypotrophen Holzkörper.

Ich habe bis jetzt keine Ausnahme von dieser Regel gefunden, obgleich ich viele Arten in zahlreichen Individuen und nicht wenige in den verschiedensten Altersstadien untersuchte. Besonders zahlreiche Beobachtungen stellte ich an unseren einheimischen und häufig cultivirten Coniferen an, z. B. an *Abies pectinata* und *excelsa*, *Pinus silvestris* und *Laricio*, an *Larix decidua*, *Juniperus communis*, *virginiana* und *Sabina*, an *Taxus bacata* und *Thuya occidentalis*.

Nicht nur an Coniferen mit ausgesprochener Anisophyllie der Nadeln, auch an mit flachen Blättern versehenen nicht anisophyllen Coniferen, z. B. an *Salisburya adianthifolia* tritt deutliche bis starke Hypotrophie ein.

Der erste oder die ersten Jahresringe geneigt erwachsener Coniferenäste erscheinen in der Regel nicht oder nur wenig hypotroph.

2. Laubhölzer mit schwacher oder gar nicht nachweislicher Anisophyllie sind anfänglich isotroph, werden alsbald epitroph, endlich aber, oft in enormem Grade, hypotroph.

Offenbar hat Hofmeister, indem er für die Mehrzahl der Holzgewächse ein verstärktes Wachsthum des Holzkörpers an der Oberseite geneigter Sprossaxen angab, meist nur nach Beobachtung junger Triebe zufällig isophyller Laubhölzer geurtheilt. Auch bei den dieser Kategorie angehörigen Laubhölzern ist ähnlich wie bei den Coniferen das Dickenwachsthum

---

[1] Biologie, Wien 1889, S. 29.

des Holzes im ersten Jahre, manchmal sogar in den ersten Jahren ein gleichmässiges, und erst mit zunehmender Dicke des Astes bildet sich die Epitrophie, später die Hypotrophie aus.

Die Epitrophie hält bei verschiedenen Ästen verschieden lange an, um dann in Hypotrophie überzugehen. Meist hält die Epitrophie 5—10 Jahre an. Bei *Fagus silvatica* fand ich aber noch fünfundzwanzigjährige, bei der Linde sogar noch dreissigjährige Äste epitroph.

3. Laubhölzer mit starker Anisophyllie sind anfangs hypotroph, werden hierauf epitroph und schliesslich wieder hypotroph.

Dieser Typus ist nicht immer scharf ausgeprägt, indem eine oder die andere Form des einseitig verstärkten Wachsthums in manchen Fällen schwach, kaum merklich, oder auch gar nicht zur Ausbildung gelangt und dann nur durch zahlreiche Beobachtungen an besonders günstigem Untersuchungsmaterial überhaupt constatirt werden kann, dass der angeführte Typus vorliegt.

So habe ich an vielen Ästen von *Ailanthus glandulosa* eine bloss hypotrophe Ausbildung des Holzkörpers gefunden, so dass es den Anschein hat, als würde die einseitige Verdickung des Stammes hier genau in derselben Weise wie bei den Coniferen erfolgen. Allein alles in Allem genommen scheint sich auch *Ailanthus* dem genannten Typus unterzuordnen und die Abweichung nur darin zu bestehen, dass die anfängliche Hypotrophie in vielen Fällen die intermediär auftretende Epitrophie bis zur Unkenntlichkeit verdecke. Bei *Fraxinus excelsior*, *Viburnum Lantana* und *Broussonetia papyrifera* ist die anfängliche Hypotrophie nur schwach oder kaum merklich ausgebildet, fehlt auch gänzlich und wird, wie man wohl annehmen kann, durch frühzeitig eintretende Epitrophie compensirt.

4. Bei manchen Holzgewächsen konnte keine ausgesprochene Heterotrophie wahrgenommen werden z. B. bei *Lycium barbarum* und *Berbaris vulgaris*.

Die eben geschilderte Förderung des Holzwachstums an der Ober-, beziehungsweise an der Unterseite der Sprosse tritt umso deutlicher hervor, je genauer dieselben im Laufe der Entwicklung die ursprüngliche geneigte Lage beibehalten. Bei

schiefer Neigung oder Drehung der Äste infolge ungleicher Belastung durch die Seitenzweige treten nicht selten Störungen ein, indem die ursprüngliche zum Horizont senkrecht gelegene Symmetrieebene der Sprossaxe ihre Lage ändert und es dann den Anschein gewinnt, als würde eine schief oben oder schief unten gelegene Partie des Holzes im Wachsthum bevorzugt gewesen sein.

Die Erklärung der Epi-, beziehungsweise Hypotrophie des Holzes geneigt erwachsener Sprossaxen ist mit grossen Schwierigkeiten verbunden, da die Erscheinungen des ungleichen Dickenwachsthums höchst complicirt werden können, wie namentlich jenen Fällen zu entnehmen ist, in welchen ein doppelter Wechsel in der Richtung des geförderten Dickenwachsthums eintritt, indem die Holzkörper zweimal hypotroph werden mit eingeschalteter Epitrophie.

Vor Allem möchte ich betonen, dass die unmittelbar durch die Lage gegen den Horizont gegebenen Verhältnisse der ungleichen Wirkung der Schwerkraft, der Beleuchtung, der Feuchtigkeit etc. die betreffenden Erscheinungen noch nicht vollständig zu erklären vermögen, sondern auch die Beziehungen des betreffenden Sprosses zu seiner Abstammungsaxe zu erwägen sind. Es geht dies schon aus den bis jetzt angestellten Experimentaluntersuchungen hervor, denen zufolge eine Umkehrung des Sprosses keine vollständige Umkehrung des einseitigen Dickenwachsthums bewirkt. Beachtet man den Einsatz eines geneigten Sprosses in die Abstammungsaxe, so erkennt man sofort, dass die Continuität der Rinde an der Aussenseite, d. i. an der von dem Hauptstamm abgewendeten Seite des Seitensprosses (bei geneigten Sprossen ist dieselbe die Unterseite) keine Unterbrechung erfährt, während an der Innenseite des Seitensprosses die Rinde in der Richtung von oben nach unten abgebrochen erscheint. Dies muss bewirken, dass die plastischen Stoffe nicht in gleichem Masse der Ober- und Unterseite der Sprossaxe zugeführt werden.

So lange das primäre Hautgewebe den Stamm bedeckt, ist die Ungleichseitigkeit des Dickenwachsthums des Holzkörpers an der Ober- und Unterseite der Sprossaxe noch nicht merklich, den Fall ausgenommen, dass starke Anisophyllie

vorherrscht, auf den ich später zu sprechen komme. Erst wenn Periderm gebildet wird, tritt die Ungleichseitigkeit des Dickenwachsthums des Holzes ein. Dabei gestaltet sich schon häufig das Periderm anders an der Ober-, als an der Unterseite. Wie G. Haberlandt[1] zuerst beobachtete, werden bei *Gleditschia* an den Unterseiten mehr Lenticellen gebildet als an den Oberseiten. Ich habe dies an vielen Holzgewächsen gleichfalls beobachtet, besonders auffallend bei *Salisburya adianthifolia*, wo der Reichthum an Lenticellen Hand in Hand mit der Hypotrophie des Holzes geht. Dieses relativ häufige Auftreten der Lenticellen hängt in erster Linie mit der grösseren Feuchtigkeit zusammen, welcher in der Regel das untere Periderm ausgesetzt ist, und im Zusammenhange damit dürfte die Begünstigung der Zelltheilung im unteren Cambium stehen. Einige direct zur Lösung dieser Frage angestellte Experimente scheinen diese Anschauung zu stützen.

Diese Anschauung wird durch die Thatsache nicht umgestürzt, dass bei den Laubhölzern der Hypotrophie Epitrophie vorangeht, oder dass der anfänglichen Hypotrophie eine Zeit hindurch Epitrophie folgt. Es greift hier ein anderes Moment ein, welches fördernd auf das oberseitige Dickenwachsthum einwirkt und nach Massgabe seiner Stärke die Hypotrophie verringert, aufhebt oder sogar bedingt, dass nunmehr bis zu einer bestimmten Grenze bloss Epitrophie herrscht. Ich bin geneigt aus Beobachtungen, welche ich an *Juniperus Sabina* anstellte, abzuleiten, dass die reichliche Entwicklung von Axillarsprossen an den Oberseiten geneigter Äste das Dickenwachsthum an der Oberseite begünstigt. Es kommt hier allerdings nicht zur Epitrophie; allein es wird an geneigten Ästen die Hypotrophie des Holzes dieses Nadelholzes so schwach, dass sie sich nicht so leicht, wie bei anderen Nadelhölzern, constatiren lässt oder doch nicht wie bei diesen in so auffälliger Weise hervortritt. Es bewirken aber zweifellos noch andere Umstände die zeitweilige Epitrophie des Holzes, wie die Zweige von *Ulmus* lehren, an welchen die Axillarknospen nur seitlich sich entwickeln.

---

[1] Sitzungsb. d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 72, I. Abth., 1875.

An einjährigen, geneigten Seitensprossen erscheint, wie schon bemerkt, in der Regel das Holz allseits gleich dick, so dass also in diesen Fällen das Laub auf die epitrophe, beziehungsweise hypotrophe Entwicklung des Stammes keinen directen Einfluss ausübt. Anders liegt die Sache bei ausgesprochener Anisophyllie; da erscheint das Holz an jener Seite des Stammes gefördert, welcher die grösseren Blätter trägt. Es liegt am nächsten anzunehmen, dass die in den unteren grösseren Blättern vor sich gehende verstärkte Production plastischer Stoffe die Ursache der Hypotrophie ist. Aber es ist nicht ausgeschlossen, dass Anisophyllie und Hypotrophie des Holzes parallel laufende, auf gleiche Ursachen zurückzuführende Erscheinungen sind.

Die eben mitgetheilte Erläuterung der Epi- und Hypotrophie des Holzes geneigter Sprosse macht nicht den Anspruch einer causalen Erklärung der Erscheinung. Diese bleibt einer später folgenden Abhandlung vorbehalten, in welcher ich auf Versuche werde reflectiren können, die grösstentheils noch im Zuge sind. Es sollte durch diese paar Bemerkungen nur darauf hingewiesen werden, wie verschiedenartig die bei Beurtheilung des Zustandekommens des ungleichen Dickenwachsthums geneigter Stämme in Frage kommenden durch die Lage gegebenen Einflüsse sind.

IV. Symmetrie der Stengel krautiger Axillartriebe.

Die Epitrophie, beziehungsweise Hypotrophie kommt, wie wir gesehen haben, zur starken Ausbildung oder überhaupt erst zur Anschauung an Sprossen, deren Stammtheile bereits dem Dickenwachsthum unterliegen, und es sind vorwiegend die durch die Lage zum Horizont gegebenen Einflüsse, welche das ungleiche Dickenwachsthum geneigter Sprossaxen bewirken.

Solche geneigte Sprossaxen sind unter dem Einflusse der Lage symmetrisch geworden, und die Symmetrieebene steht senkrecht auf dem Horizont.

Ähnliche morphologische Verhältnisse kommen auch bei krautigen, aber noch im Längenwachsthum begriffenen Axillarsprossen zustande. Die noch im primären Entwicklungsstadium

befindlichen Axen solcher Sprosse sind gleichfalls symmetrisch und die Symmetrieebene steht häufig senkrecht auf dem Horizont, geht aber im allgemeinen durch die Axe des Muttersprosses, welcher einen regelmässigen Querschnitt besitzt.

Aber hier ist es wohl ausschliesslich oder doch hauptsächlich die Lagebeziehung zum Hauptspross, welche die symmetrische Ausbildung der Sprossaxe bewirkt.

Diese Sprossaxen erscheinen in der Regel schon der Anlage nach symmetrisch, und es bleibt bei der geneigten Lage die Symmetrie erhalten; es können aber diese symmetrischen Organe durch spätere orthotrope Lage wieder regelmässig werden.

Die hierher gehörigen Fälle der Symmetrie des Stammquerschnittes können in zwei Kategorien gebracht werden. Eine dieser Kategorien ist durch monosymmetrischen Querschnitt, die andere durch bisymmetrischen Querschnitt gekennzeichnet. Als Beispiel der ersten Classe nenne ich *Tradescantia guyanensis.* Die untersten, zuerst gebildeten Internodien der Axillarsprosse dieser Pflanze haben einen etwa halbkreisförmigen Querschnitt. Die Symmetrieebene der Axillarsprosse geht durch die Axe des Muttersprosses, und ist häufig wegen geotropischer Aufrichtung der Internodien nahezu vertical. Diese Tendenz zur orthotropen Stellung bringt es wahrscheinlich mit sich, dass die später entstehenden Internodien regelmässige Querschnitte gewinnen.

Als Beispiel der zweiten Classe nenne ich *Eupatorium cannabinum.* Der Querschnitt des Hauptsprosses ist rund bis quadratisch, der der axillaren Triebe elliptisch bis rechteckig. Die axillären Sprossaxen besitzen zwei Symmetrieebenen. Die eine geht durch die Axe des Muttersprosses, die zweite steht senkrecht auf der ersteren.

V. Abhängigkeit des Wurzelquerschnittes von der Lage des Organs.

Gleich den orthotropen Stammgebilden zeigen auch die orthotropen Wurzeln in der Regel die ausgesprochene Tendenz zu regelmässiger Ausbildung ihrer Querschnitte.

Es scheint nicht nothwendig, die betreffenden einfachen Formverhältnisse solcher orthotroper Organe einer besonderen

Erörterung zu unterziehen. Und auf Ausnahmen und deren Erklärung einzugehen, wäre in dieser in den Gegenstand einleitenden Abhandlung auch nicht am Platze.

Es handelt sich ja hier bloss um die Erkennung der Abhängigkeit der Form der Organe von ihrer Lage im allgemeinen, und in dieser Beziehung genügt ja schon der Hinweis auf die eingangs citirten Untersuchungen von Sachs, welche den innigen Zusammenhang der orthotropen Richtung mit dem radiären Baue des betreffenden Organs gelehrt haben.

In diesen Paragraphen soll bloss von der Querschnittsform geneigter Wurzeln die Rede sein.

Es ist mit viel grösseren Schwierigkeiten verbunden, in schiefer Lage erwachsene Wurzeln, besonders von vorgeschrittenem Alter, zu erlangen, als derlei Äste. Dies ist der Grund, wesshalb meine Beobachtungen in Hinsicht auf die Form geneigt gewachsener Wurzeln vergleichsweise so geringe, ja ich muss sagen, unvollständige sind.

Nach den bis jetzt angestellten Beobachtungen zu urtheilen, scheinen alle Wurzeln sowohl der Nadelbäume als auch der belaubten Holzgewächse einen hypotrophen Holzkörper auszubilden.

Diese Beobachtungen beziehen sich bloss auf Wurzeln, welche bereits dem Dickenwachsthum unterliegen, sich also schon im secundären Entwicklungsstadium befinden.

Dass noch im primären Entwicklungsstadium stehende Wurzeln, wenn sie senkrecht in den Boden hinabwachsen, einen kreisförmigen Querschnitt aufweisen, hingegen bei horizontaler Lage einen elliptischen oder eiförmigen Querschnitt haben, dessen grösster Durchmesser mit der Lothlinie zusammenfällt, ist bereits von Hofmeister angegeben worden.[1]

VI. Förderung der an der Oberseite des Sprosses gelegenen Axillarknospen (Epitrophie der Axillarknospen).

In der Regel scheinen an geneigten Sprossen die oberen und unteren Axillarknospen gleiche Grösse zu besitzen. Bei genauer Untersuchung, namentlich wenn an Gewächsen mit

---

[1] Allgemeine Morphologie, S. 601.

gegenständiger Blattanordnung zwei Knospen gleichen Alters, von welchen eine sich oberseits, die andere unterseits befindet, verglichen werden können, ergeben sich doch mancherlei Unterschiede.

Es gibt Gewächse, welche selbst bei sorgsamem Vergleiche keine ungleiche Entwicklung der verschieden orientirten Axillarknospen erkennen lassen, hingegen andere, welche eine entschiedene Förderung der oberen, und wieder andere, welche eine entschiedene Förderung der unteren Knospen darbieten. Diese beiden letzteren Typen sind in verschiedenem Grade ausgeprägt.

Holzgewächse, welche an geneigten Sprossen sowohl oben als unten die Axillarknospen zu gleich starker Ausbildung bringen, sind z. B. *Evonymus europaeus* und *Rhamnus cathartica*. Es kommen allerdings Schwankungen in der Grösse selbst bei gleichem Alter vor, dieselben gleichen sich aber im Mittel der Messungen so aus, dass ich sie nur als individuelle Abweichungen betrachten möchte.

Von Holzgewächsen, deren Axillarknospen oberseits gefördert sind, nenne ich als eclatante Beispiele: *Lonicera xylosteum*, *L. tartarica*, *Symphoricarpus racemosa*, *Spiraea opulifolia* und *Lycium barbarum*. Deutliche Unterschiede in diesem Sinne fand ich beispielsweise bei *Ligustrum vulgare*. Bei *Lycium barbarum* kommt es an horizontalen Zweigen nicht selten vor, dass die oben gelegenen, schon in der ersten Vegetationsperiode Kurztriebe bilden, die unteren nicht, oder dass hier nur sehr verkümmerte Kurztriebe hervorgebracht werden.

Syringa vulgaris führe ich als ein Beispiel eines Gewächses an, bei welchem ich im allgemeinen nur eine schwache Förderung der oberen Knospen gefunden habe. Sehr oft machte ich an dieser Pflanze die Wahrnehmung, dass, wenn die beiden zuletzt gebildeten Axillarknospen übereinander standen, die untere zu stärkerer Ausbildung gelangte. Besonders deutlich ist der Unterschied bei gleichzeitiger Anisophyllie des letzten (obersten) Blattpaares.

Ein sehr schwankendes Verhalten bietet in Bezug auf diese Verhältnisse *Acer campestre* dar. In vielen Fällen fand ich an geneigten Sprossen die oberen und unteren Knospen

gleich stark ausgebildet. In einzelnen Fällen waren entschieden die unteren, in anderen die oberen Knospen in der Entwicklung bevorzugt, und zwar war ersteres stets in Verbindung mit starker Anisophyllie, letzteres zumeist an sehr sonnigen Standorten zu beobachten. Auch an *Sambucus nigra* habe ich Ähnliches beobachtet.

VII. Förderung der an der unteren Seite des Sprosses gelegenen Axillarknospen (Hypotrophie der Axillarknospen).

Beispiele: *Acer platanoides, Pseudoplatanus* und *Negundo*, *Bignonia Catalpa, Staphylea pinnata, Broussonetia papyrifera*; gewöhnlich bei starker Anisophyllie besonders deutlich.

Nicht immer, aber häufig sah ich eine Förderung der unteren Knospen bei *Cornus alba*, *Aesculus Hippocastanum* und *Viburnum Lantana*.

Bei *Cornus alba* fand ich manchmal unten kleine, oben gar keine Knospen in den Blattachseln. In einigen Fällen waren die unteren Knospen gestielt, die oberen sitzend.

Die ungleich starke Entwicklung der Axillarknospen an Ober- und Unterseite ist kurz nach Vollendung der Belaubung nicht so deutlich, als gegen Ende der Vegetationsperiode.

VIII. Förderung der an der Oberseite der Sprosse gelegenen Adventivknospen.

Es ist schon von Kny[1] darauf hingewiesen worden, dass sich Adventivknospen an den Oberseiten der Sprosse reichlicher als an den Unterseiten entwickeln, und es wurde von dem genannten Forscher experimentell nachgewiesen, dass diese verschiedene Entwicklungsweise gewiss nicht durch die Schwerkraft allein hervorgebracht wird, da vertical erwachsene Stammabschnitte, in feuchtem Sande horizontal gelegt, keine auffällige Bevorzugung der Adventivknospenentwicklung an der Oberseite der Stammaxen erkennen liessen. Da in dem genannten Experimente alle jene durch die Lage gegebenen, auf Ober- und Unterseite der Sprossaxen verschieden einwirkenden Factoren (Licht, Wärme etc.) entweder ausgeschlossen

[1] Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin. März, 1876.

waren oder allseits im gleichen Sinne sich bethätigten, so muss geschlossen werden, dass der Unterschied in der Entwicklung der Adventivknospen und Adventivsprosse an Ober- und Unterseite der Stämme, wie er sich unter normalen Verhältnissen dem Beobachter darbietet, durch das Zusammenwirken jener Kräfte und Einflüsse zustande kömmt, welche durch die Lage gegeben sind.

An stark geneigten Stämmen von *Prunus Mahaleb* und *Pterocarya fraxinellifolia* sah ich Adventivknospen nur an der Oberseite der genannten Sprosse. An schwach geneigten Hauptstämmen der letzten Pflanze (Neigung circa 20°) waren sowohl an der Ober-, als an der Unterseite Adventivknospen zur Anlage gekommen, oberseits relativ mehr als unterseits; erstere kamen zu viel stärkerer Ausbildung.

Merkwürdig erschien mir in dieser Beziehung *Elaeagnus*, an welchem selbst bei stärkster Neigung, nämlich bei horizontaler Lage, sich sowohl ober- als unterseits Adventivknospen ausbildeten. Während aber die aus den oberen Adventivknospen hervorgegangenen Sprosse sich kräftig ausbildeten, verkümmerten die unten angelegten auffallend.

IX. Förderung der Sprosse an der Oberseite geneigter Muttersprosse (Epitrophie der Sprosse).

Dass bei vielen Holzgewächsen an geneigten Sprossen die oberen Axillarknospen zu stärkerer Entwicklung gelangen als die unteren, ist schon von Kny beobachtet worden. Es kommt aber, wie im nächsten Paragraphen gezeigt werden wird, nicht selten auch der entgegengesetzte Fall vor.

Vor Allem bemerke ich, dass dort, wo die oberen Axillarknospen stärker als die unteren ausgebildet werden, aus ersteren grössere, kräftigere Sprosse hervorgehen, als aus den letzteren.

Aber auch dann, wenn ober- und unterseits gleich stark entwickelte Axillarknospen entstehen, können bei manchen Holzgewächsen oberseits stärkere Triebe entwickelt werden.

Beispiele hiefür sind: *Ribes aureum, Philadelphus coronarius, Evonymus europaeus, Viburnum Opulus*. An *Sambucus nigra* bilden sich, wie schon bemerkt, bei starker Anisophyllie häufig die unteren Knospen stärker als die oberen aus; nichts-

destoweniger habe ich an sonnigen Standorten selbst an derartigen Sprossen eine oft sehr starke Förderung der oberen Axillarsprosse bemerkt. Bei *Syringa vulgaris* ist die Förderung der an den Oberseiten der Hauptsprosse gelegenen Axillarsprosse stets eine stärkere als jene der Axillarknospen.

Dass das Licht in hohem Grade fördernd auf die Axillarsprossentwicklung einwirkt, habe ich an *Ligustrum vulgare*, welches, wie schon oben bemerkt, oberseits stärkere Axillarknospen ausbildet als unterseits, experimentell festgestellt. Verticale Sprosse, deren gleich alte Axillarknospen von gleicher Grösse waren, wurden in der nächsten Vegetationsperiode so gehalten, dass sie von einer Seite kräftigeres Licht erhielten als von der entgegengesetzten. Die lichtwärts gekehrten Sprosse kamen zu deutlich stärkerer Entwicklung. Andere derartige Sprosse wurden in der nächsten Vegetationsepoche horizontal gelegt. Obgleich die gleich alten Knospen von gleicher Grösse waren, entwickelten sich die oberen Axillartriebe bedeutend stärker als die unteren. Der Unterschied war ein grösserer als im ersteren Falle, obgleich im ersten Falle die Lichtintensität an der Lichtseite der Sprosse eine grössere war als im letzteren, woraus zu ersehen sein mag, dass das Licht allein die Förderung der oberen Sprosse nicht vollzieht. Ungleich bedeutender ist aber noch der Unterschied in der Grösse der ober- und unterseits zur Entwicklung gelangenden Sprosse, wenn sie aus ungleich grossen Axillarknospen an von Natur aus stark geneigten Sprossen zur Ausbildung gelangten, woraus zu entnehmen sein dürfte, dass auch der im Vorjahre erfolgte Einfluss der Lage, wie derselbe schon in der ungleichen Entwicklung der oberen und unteren Axillarknospen zum Ausdrucke gelangte, und vielleicht auch die Beziehung des die Axillarknospe tragenden Sprosses zu seinem Muttersprosse bei der epitrophen Sprossentwicklung betheiligt ist.

Von besonderem Interesse scheint mir folgende Beobachtung zu sein, welche ich an *Crataegus oxyacantha* anstellte. Zahlreiche Jahrestriebe entwickelten in den Achseln der Blätter gänzlich unbeblättert erscheinende Dornen. In der nächsten Vegetationsperiode erschienen neben den Dornen Kurz- oder Langtriebe, welche aber nicht aus ruhenden Beiknospen, sondern

aus je einer basalen Knospe des Dornsprosses hervorgegangen waren. Ich bemerkte nun auffallend häufig, dass an geneigten Sprossen die Langsprosse der Unterseite gefördert waren, und dass dieselben, des negativen Geotropismus baar, stark nach abwärts wuchsen; an horizontalen Muttersprossen entwickelten sie sich geradezu vertical nach abwärts. Doch habe ich an sehr sonnigen Standorten auch eine Förderung der Langsprosse an den Oberseiten der Muttersprosse wahrgenommen. Wo aber am Muttersprosse Kurztriebe zur Entwicklung gelangten, erschienen dieselben allseits von gleicher Stärke.

X. Förderung der Sprosse an den Unterseiten geneigter Muttersprosse (Hypotrophie der Sprosse).

Der eben mitgetheilte, *Crataegus* betreffende Fall zeigt, dass Holzgewächse existiren, welche unter bestimmten Verhältnissen unterseits, unter anderen oberseits ihre Seitensprosse zu stärkerer Entwicklung bringen. Ich habe noch mehrere andere solcher Fälle beobachtet, z. B. *Cornus alba*, wo ich aber doch häufiger eine Förderung an der Unterseite als an der Oberseite der Muttersprosse feststellen konnte.[1]

Ausgesprochene Fälle von stärkerer Ausbildung der Sprosse an den Unterseiten der Muttersprosse beobachtete ich an zahlreichen Holzgewächsen mit stark ausgesprochener Anisophyllie, so z. B. an *Aesculus Hippocastanum*, *Acer campestre, A. Negundo* u. v. a. Ob diese stärkere Entwicklung der unteren Sprosse von der Anisophyllie abhängt oder auf denselben Ursachen wie diese beruht, konnte ich bisher nicht entscheiden. Aber neben dieser ungleichen Sprossentwicklung kommt noch eine andere vor, welche entschieden vom Lichte abhängt. An schiefen Sprossen von *Acer campestre* sind die gleich alten und gegen den Horizont gleich geneigten Seitensprosse bei gleicher Beleuchtung in gleicher Weise ausgebildet, wie die Blätter gleich waren, in deren Achseln sie zur Entwicklung

[1] So verhielt sich *Cornus alba* und auch *C. sanguinea* bei freier Exposition; im Schatten höherer Gewächse stehend, werden diese Sträucher amphitroph, wovon später die Rede sein wird.

kamen, während die oben und unten inserirten Sprosse ungleiche Grösse besitzen. Wenn nun die gleichgeneigten Sprosse ungleich beleuchtet sind, so entwickeln sie sich auch ungleich, indem die lichtwärts stehenden Sprosse zu stärkerer Ausbildung kommen als die im Schatten stehenden.

XI. Förderung der seitlichen Sprosse an geneigten Muttersprossen (Amphitrophie der Sprosse).

Es gibt zahlreiche Holzgewächse, welche entsprechend der Flankenstellung ihrer Blätter auch ihre Zweige in der Regel bloss seitlich zur Entwicklung bringen. Das so entstehende Zweigsystem nähert sich dann einer Fläche, ist gewöhnlich hemiorthotrop gelegen und besitzt eine symmetrische Gestalt. Fällt, wie dies für Bäume mit reich entwickelter Krone die Regel ist, das herrschende Licht vom Zenith ein, so liegen auch alle Blätter angenähert horizontal und beiläufig in der Ebene der Zweige; keines beschattet im ganzen Zweigsystem das andere, und es ist unter diesen Verhältnissen die zweckmässigste Lichtlage des Laubes erreicht. *Fagus*, *Carpinus* und *Ulmus* nenne ich als Repräsentanten dieser zahlreich auftretenden Holzgewächse.

Was hier schon unmittelbar durch die Anlage gegeben ist, vollzieht sich an zahlreichen Holzgewächsen mehr oder minder vollkommen im Laufe mehrerer Vegetationsepochen und wird durch die Einflüsse der Lage hervorgerufen. Als besonders instructives Paradigma dieses Falles nenne ich *Salisburya adianthifolia*. Die jungen Triebe entwickeln Blätter in wechselständiger Anordnung. Geneigte Sprosse lassen keine Anisophyllie erkennen, auch eine ausgesprochene Tendenz zur asymmetrischen Ausbildung der Blätter ist nicht wahrzunehmen. In der nächsten Vegetationsperiode entwickelten sich die Axillarknospen zu Trieben, welche sich entweder als Kurz- oder als Langtriebe ausbilden. Wenig auffällig ist es, dass die seitlich gestellten Kurztriebe oft etwas stärker entwickelt sind als die oberen und unteren. Höchst auffallend ist es aber, dass die Langtriebe gewöhnlich an den Flanken des Muttersprosses zur Entwicklung kommen. Die Folge davon ist, dass im Laufe

der Weiterentwicklung die Verzweigung dieselbe wird, welche bei der Buche etc. schon durch die Anlage gegeben ist.[1]

Ähnlich wie bei *Salisburya* werden bei zahlreichen Nadelbäumen Zweigsysteme gebildet, welche die Tendenz haben, in einer hemiorthotrop gelagerten Ebene nach und nach ihre Seitensprosse auszubreiten (Tanne, Fichte etc.). Bei vielen Laubbäumen kommt dieses durch die Lage gegebene Formverhältniss erst spät und dadurch zustande, dass die oben und unten an den geneigten Muttersprossen angelegten Seitensprosse immer mehr und mehr verkümmern und die seitlichen zu stärkerer Entwicklung gelangen (die meisten Ahorne, z. B. *Acer platanoides* etc.).

Zwischen den genannten Nadel- und den Laubbäumen der bezeichneten Kategorie findet man bezüglich des Zustandekommens der Amphitrophie mancherlei Übergänge; im Allgemeinen erfolgt aber bei ersteren die Amphitrophie durch Verkümmerung der oberen und unteren Knospen, bei letzteren durch Verkümmerung oberer und unterer Sprosse.

Auch bei *Robinia* und manchen anderen Holzgewächsen findet man die ausgesprochene Tendenz, alle geneigten Sprosssysteme in einer Ebene auszubreiten, welche in der Regel eine hemiorthotrope ist. Allein eine aufmerksame Beobachtung zeigt, dass die Herstellung dieser charakteristischen Sprosssysteme auf eine andere Weise als bei *Ulmus*, und im Wesentlichen auch in einer anderen Weise als bei *Acer platanoides* zustande kommt. Es geschieht dies bei *Robinia* nämlich durch Änderung der Blattstellung. Während bei verticalen oder wenig geneigten Trieben der *Robinia* die Blätter nach $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$ oder nach höheren Werthen der gewöhnlichen Blattstellungsreihe angeordnet sind, findet man, dass bei

[1] Die Amphitrophie der Buchensprosse ist ein specieller Fall der längst bekannten Dorsiventralität des genannten Gewächses. Wir verdanken Koldrup Rosenvinghe (Révue générale de Botanique I, 1889 p. 24 ff.) die Auffindung, dass der Keimstengel der Buche sich anfangs orthotrop entwickelt, aber noch im Keimungsstadium (im ersten Jahre) den dorsiventralen Charakter annimmt, der allen folgenden Sprossungen aufgeprägt erscheint. Nach den Untersuchungen des genannten Forschers erfolgt die Orientirung der Dorsiventralität hier durch das Licht.

stärkerer Neigung der Sprosse alle Blätter nach $\frac{1}{2}$ gestellt sind, nämlich in zwei Reihen stehen, welche den Flanken der Sprossaxe entsprechen, so dass also in der Individualentwicklung eine Blatt-, beziehungsweise Zweiganordnung sich ausbildet, welche der Ulme, Buche etc. angeboren ist.

An schwächer geneigten Ästen der *Robinia* kommen wohl auch die Stellungsverhältnisse $\frac{1}{3}$ oder selbst $\frac{2}{5}$ zur Ausbildung. Im Laufe der Weiterentwicklung des Sprosssystems verkümmern aber die oberen und unteren Sprosse, so dass die schliessliche Verzweigung des Sprosssystems in derselben Weise zustande kommt, wie etwa bei *Acer platanoides.*

Wieder anders kommt die Amphithrophie der Sprosse bei *Cornus alba* und allen jenen Holzgewächsen mit decussirter Blattstellung zustande, bei welchen, wie die Untersuchungen von Frank[1] und de Vries[2] lehrten, an geneigten Sprossen durch Drehung der Internodien die vierreihige Blattanordnung in die zweireihige übergeht. Auch die Axillarknospen stehen dann in zwei Reihen und wie die Blätter an den Flanken der Sprossachsen. Dementsprechend wird das Sprosssystem amphitroph und nimmt die hemiorthotrope Lage an.[3]

Diese Amphitrophie der Sprosssysteme ist für baumartige und stark überschattete strauchartige Gewächse, behufs Ausnützung des herrschenden Oberlichtes, das günstigste Verhältniss, wie bereits oben angedeutet wurde.

Wie ich eben dargelegt habe, kommt dieses für viele Gewächse zum Zwecke der vollkommensten Ausnützung des Lichtes höchst förderliche Lageverhältniss der Sprosse auf viererlei Weise zustande:

1. Unmittelbar durch die Anlage (*Ulmus*);

---

[1] Frank, Die natürliche wagrechte Richtung etc. Leipzig, 1870.

[2] H. de Vries, Arbeiten des botanischen Institutes zu Würzburg. Bd. I, (1871).

[3] Bei Überschattung. An sonnigen Standorten ist die zweireihige Anordnung der Blätter nicht oder sehr unvollständig durchgeführt und es kommt hier nicht zur Amphitrophie, sondern zur Hypo- oder Epitrophie der Sprosse. Vergleiche S. 690.

2. durch Verkümmerung der oberen und unteren und Begünstigung der seitlichen Knospen (Fichte) oder Sprosse (*Acer platanoides*);

3. durch Veränderung der Blattstellung, welche sich in den betreffenden Fällen an geneigten Sprossen so vereinfacht, dass die Blätter und später die Axillartriebe so an den Flanken gestellt sind (*Robinia*), wie dies im ersten Falle angeboren erscheint.

4. durch Umwandlung der vierreihigen Blattstellung in die zweireihige infolge Drehung der Internodien (*Cornus alba*).

XII. Anisophyllie.

Die oft höchst auffällige Erscheinung der Ungleichblättrigkeit der Sprosse infolge der Lage wurde im Jahre 1868, gleichzeitig von Frank,[1] Hofmeister[2] und mir[3] entdeckt. Jeder der Genannten machte diese Auffindung in vollster Unabhängigkeit von den andern, in einer Zeit, in welcher den äusseren Einflüssen auf den Lebensprocess der Pflanze, namentlich der Einwirkung von Licht und Schwerkraft, wieder grössere Aufmerksamkeit zugewendet wurde. Ich habe dieser Erscheinung den Namen Anisophyllie gegeben, ein Ausdruck, der heute im allgemeinen Gebrauche steht. Diese Erscheinung spricht sich darin aus, dass an geneigten Sprossen die oberseits gelegenen Blätter eine geringere Masse und ein geringeres Volum besitzen als die unteren, während die seitlichen Blätter ein intermediäres Verhalten zeigen. Am deutlichsten ist dieselbe an grossblättrigen Holzpflanzen mit gegenständiger Blattanordnung ausgeprägt, weil hier die Grössenunterschiede der oberen und unteren Blätter beträchtliche sind und weil hier Blätter gleichen Alters unmittelbar mit einander verglichen werden können.

---

[1] Frank, Über die Einwirkung der Gravitation auf das Wachsthum einiger Pflanzentheile. Bot. Zeitung Nr. 51 vom 18. December 1868.

[2] Allgemeine Morphologie. Leipzig, 1868.

[3] Beobachtungen über den Einfluss der Erdschwere etc. Sitzungsb. der kais. Akad. d. Wissensch. Bd. 58 (5. November 1868).

Es sind bisher hauptsächlich Holzgewächse als Beispiele der Anisophyllie angeführt worden. Ich habe im Laufe der Zeit eine grosse Zahl von anderen Beispielen gesammelt. Auch das Laub krautiger Gewächse zeigt diese Erscheinung, so z. B. die Seitentriebe der *Urtica*-Arten, von *Scrophularia* und zahlreichen anderen Scrophularineen, von *Galeopsis* und zahlreichen anderen Labiaten, von *Eupatorium* und anderen Compositen, von Sileneen etc. Auch an krautigen und staudenartigen Gewächsen anderer Pflanzenfamilien habe ich Anisophyllie beobachtet. Auch in der Hochblattregion ist sie zu finden, so bei *Salvia sclarea L.*, etc. Eingehend werde ich über Vorkommen und Erklärung der Anisophyllie in einer später folgenden Abhandlung mich aussprechen. Hier handelt es sich nur um einige principielle Erörterungen, welche mir geeignet erscheinen, zu zeigen, dass die Anisophyllie einen Fall des Einflusses der Lage auf die Form der Pflanzenorgane darstellt.

Was die Erklärung der Erscheinung anlangt, so ist zuerst zu bemerken, dass alle drei Entdecker dieselbe als eine Wirkung der Schwerkraft aufgefasst haben. Ich habe im Laufe der Zeit auf Grund zahlreicher Beobachtungen und Versuche meine Ansicht geändert, und schon früher einmal die Ansicht kurz ausgesprochen, dass die Anisophyllie, wie schon oben bemerkt, durch den Einfluss der Lage hervorgebracht werde, also durch das Zusammenwirken mehrerer durch die Lage gegebener Einflüsse, unter anderm auch durch die Beziehung der Lage des anisophyllen Sprosses zum Muttersprosse zustande komme.[1]

---

[1] Biologie, 1889, S. 35. Vorher hatte schon Göbel angegeben, dass die Anisophyllie nicht nothwendig bloss durch äussere Einflüsse erklärt werden müsse, indem zweifellos innere Wachsthumsursachen existiren, welche zur Erklärung dieser Erscheinung herangezogen werden können. Er sagt (Bot. Zeitg. 1880, S. 817): »Obgleich nachgewiesen wurde, dass das verschiedene Mass des Wachsthums in den oberen und unteren Blättern horizontaler Zweige abhängig ist von der relativen Lage desselben gegen den Horizont, liesse sich gegen die Zurückführung dieser Gestaltverhältnisse auf die Einwirkung der Schwerkraft immer noch einwenden, dass dieselben beruhen auf inneren Symmetrieverhältnissen, die bestimmt wurden durch die Lage des Seitensprosses zum Hauptspross.«

Frank[1] verharrt aber noch in jüngster Zeit auf seinem früheren Standpunkt, indem er aus dem Eintritt der Anisophyllie im Finstern folgert, dass dieselbe durch die Schwerkraft bewirkt werden müsse. Die Schwerkraft inducirt, wie er sagt, eine Bilateralität, welche in der Anisophyllie zum Ausdrucke kommt.

Ich will an dieser Stelle nur Folgendes darzulegen versuchen:

1. Anisophyllie kann durch äussere, aus der Lage des betreffenden Sprosses gegen den Horizont ableitbare Einflüsse bewirkt werden.

2. Es sind aber bei dem Zustandekommen der Anisophyllie auch Einflüsse thätig, welche aus der Lage des anisophyllen Sprosses zum Muttersprosse resultiren.

3. Alle die Anisophyllie betreffenden Momente können in der Individualentwicklung wirksam werden; es können dieselben aber zu erblicher Anisophyllie führen, so dass dann die Ungleichblättrigkeit der Sprosse infolge der Lage als Product phylogenetischer Entwicklung sich darstellt.

Was den ersten Punkt anlangt, so möchte ich zunächst auf einige bemerkenswerthe Versuche, welche von Frank und Kny ausgeführt wurden, hinweisen.

Frank[2] hat gezeigt, dass wenn man geneigte Sprosse anisophyller Gewächse, z. B. von *Acer platanoides*, kurz vor dem Öffnen der Knospen umkehrt, sich eine Anisophyllie einstellt, welche der neuen Lage entspricht. Schon dies beweist, dass die Lage des Sprosses zum Horizont bei dem Zustandekommen der Anisophyllie mitwirkt. Der genannte Forscher hat aber noch eine andere sehr wichtige Beobachtung gemacht: die Anisophyllie war in der neuen Lage eine schwächere als unter normalen Verhältnissen.

Noch bemerkenswerther scheinen mir einige Versuchsergebnisse, welche wir Kny[3] verdanken. Derselbe kehrte im Herbste horizontale Zweige von *Abies pectinata* um und fand, dass die aus den Knospen hervorgegangenen Triebe im nächsten

---

[1] Frank, Lehrbuch der Botanik, Bd. I, Leipzig 1892, S. 398.

[2] Bot. Zeitg. 1868, S. 877 ff.

[3] Bot. Zeitg. 1873, S. 435.

Frühlinge eine Anisophyllie darboten, welche der ursprünglichen Lage entsprach. Erst im zweitnächsten Frühlinge nahm das zugewachsene Sprossstück die der neuen Lage entsprechende normale Anisophyllie an.

Aus beiden Versuchen ist zu ersehen, dass die Anisophyllie sehr frühzeitig, nämlich schon im Knospenzustande als Anlage vorhanden ist. Diese Anlage ist aber in verschiedenem Grade ausgebildet. Denn während dieselbe bei der Tanne so scharf ausgeprägt war, dass der umgekehrte Spross seine Blätter so entwickelte, als hätte er seine ursprüngliche Lage gar nicht geändert, machte sich in den von Frank (mit *Acer platanoides*) angestellten Versuchen durch die bei umgekehrter Lage geschwächt hervortretende Anisophyllie nicht nur der Einfluss der ursprünglichen, sondern auch der Einfluss der neuen Lage bemerklich.

Ich habe zahlreiche analoge Versuche wie Frank und Kny im Laufe der Jahre angestellt und kann nicht nur ihre Beobachtungen bestätigen, sondern fand auch, dass die directe Beeinflussung durch die Lage graduell noch viel verschiedener ist als aus den bisherigen Beobachtungen unmittelbar abgenommen werden kann. Einerseits können Blätter, die lange aus dem Knospenzustand herausgetreten sind, noch unmittelbar durch die Lage im Sinne der Anisophyllie beeinflusst werden; anderseits kann aber die vorhandene Anlage zur Anisophyllie noch mit grösserer Zähigkeit wirksam bleiben, als in dem oben mitgetheilten, auf die Tanne bezugnehmenden Falle, wie ich weiter unten nachweisen werde.

Aus meinen zahlreichen Beobachtungen, welche darauf hindeuten, dass bei dem Zustandekommen der Anisophyllie die Lage der betreffenden Sprosse zum Horizont betheiligt ist, hebe ich nur noch folgende Beobachtung hervor: Selbst aufrecht erwachsene Sprosse können später anisophyll werden. Die vor Abschluss des Längenwachsthums der Jahressprosse gebildeten Blätter eines Blattpaares zeigen oft eine ungemein starke Anisophyllie (bei auffallend ungleicher Lage gegen den Horizont), worüber ich in meiner Abhandlung aus dem Jahre 1868 bereits einige Beobachtungen mitgetheilt habe. Die Anisophyllie dieser beiden gleich alten Endblätter lässt sich auf

innere Symmetrieverhältnisse nicht zurückführen, denn die beiden Endblätter sind oft das einzige anisophylle Blattpaar des ganzen — manchmal sehr reich beblätterten — Sprosses. Auch die Mitwirkung der Erblichkeit bei dem Zustandekommen der Anisophyllie scheint mir in diesem Falle ausgeschlossen.

Folgende Beobachtung scheint schlagend zu beweisen, dass die Lage zum Horizont bei dem Zustandekommen der Anisophyllie mitwirkt. An schiefen, deutlich anisophyllen Sprossen von *Acer tatarica* kamen in den beiden Achseln der gegenständigen Blätter im Juni kleine Axillarsprosse zur Entwicklung, an welchen die nach abwärts geneigten Blätter deutlich stärker entwickelt waren als die oberen, und zwar erfolgte diese ungleiche Blattentwicklung unabhängig von der Lage der Axillarsprosse zum Muttersprosse. Wäre das Moment der »inneren Symmetrie« hier zu Tage getreten, so hätte an einem der beiden kleinen Axillarsprosse das untere, an dem anderen das obere, also in beiden Fällen das von dem Muttersprosse abgewendete Blatt die grössere Masse erreicht. In dem eben genannten Falle lagen, wie sich von selbst versteht, die Axillarsprosse übereinander. Aber auch an in gleicher Höhe gestandenen Axillarsprossen wurden die unteren Blätter grösser, und zumeist recht auffallend grösser als die oberen, eine Erscheinung, die wieder nicht durch die Lage des anisophyllen Sprosses zum Muttersspross, sondern nur durch die Lage des anisophyllen Sprosses zum Horizont zu erklären ist.

Aus allen diesen Beobachtungen geht mit Bestimmtheit hervor, dass die Lage des Sprosses zum Horizont bei dem Zustandekommen der Anisophyllie betheiligt ist.

Dass aber auch die Lage des anisophyllen Sprosses zu seinem Muttersspross bei dem Zustandekommen der Anisophyllie von Einfluss ist, kann den folgenden Beobachtungen entnommen werden. Wenn kräftige mit axillaren Sprossanlagen versehene Stämme von *Urtica dioica* oder von *Scrophularia officinalis* horizontal zu liegen kommen, so entwickeln sich an den Seiten dieser Stämme Axillarsprosse mit starker Anisophyllie, an welchen die äusseren, also die von der Mutteraxe abgewendeten Blätter stärker ausgebildet sind als die inneren,

der Mutteraxe zugekehrten.[1] Richtet sich der Spross auf oder denkt man sich denselben aufgerichtet, so hat man die normale Anisophyllie vor sich: es sind dann die unteren Blätter die grösseren. Ohne Rücksicht auf die absolute Verticale sind also die äusseren, d. i. die von der Mutteraxe abgekehrten Blätter die grösseren, die inneren, d. i. die der Mutteraxe zugekehrten, die kleineren. Es ergibt sich hieraus ohne weiteres, dass hier eine starke Beeinflussung der ungleichen Blattentwicklung durch die Lage des anisophyllen Sprosses zum Muttersprosse stattfand, und es ist die weitere Frage, ob dieses Verhältniss erblich festgehalten ist, oder jedesmal in der ontogenetischen Entwicklung durch die gegebenen anatomischen Verhältnisse entsteht. Bei flüchtiger Betrachtung wäre man geneigt anzunehmen, dass erbliche Eigenthümlichkeiten hier nicht im Spiele sind, allein in gewissen ausgeprägten Fällen, welche ich gleich anführen werde, kann es keinem Zweifel unterliegen, dass auch die Erblichkeit in das Zustandekommen der Anisophyllie eingreift.

Damit komme ich zu dem dritten oben angeführten Punkt. Ich habe schon in meiner Abhandlung aus dem Jahre 1868 auf einige Pflanzen hingewiesen, welche, wie ich mich ausdrückte, die Erscheinung der habituellen Anisophyllie darbieten, d. i. einer erworbenen Ungleichblättrigkeit, welche sich in der Individualentwicklung durch künstliche Lageänderung nicht aufheben, beziehungsweise nicht umkehren lässt.

Diese habituelle Anisophyllie habe ich damals an *Goldfussia anisophylla*, an *Centradenia rosea* und an einer orientalischen noch unbeschriebenen *Urtica*-Art, welche in den Schönbrunner Gewächshäusern cultivirt wurde, nachgewiesen. Später hat Göbel[2] habituelle Anisophyllie auch an *Goldfussia glomerata* und *Centradenia grandifolia* beobachtet und genau beschrieben. Der genannte Forscher betrachtet auch die Ungleichblättrigkeit der Sprosse der heterophyllen *Selaginella*-

---

[1] Besonders in die Augen fallend ist bei diesen Pflanzen der Einfluss des Muttersprosses auf den anisophyll gewordenen Seitentrieb, wenn der letztere sich nicht geotropisch aufgerichtet hat, also noch eine geneigte Lage besitzt. In diesem Falle sind dann die oberen Blätter die grösseren.

[2] L. c. S. 839 ff.

Arten und der foliosen Jungermannien als Fälle von habitueller Anisophyllie.

In meiner im Jahre 1868 veröffentlichten Abhandlung habe ich Versuche mitgetheilt, die ich mit *Goldfussia anisophylla* zu dem Zwecke anstellte, um zu sehen, ob sich die Anisophyllie dieser Pflanze ebenso durch eine Lageänderung abändern, ja umkehren lässt, wie sich dies bei den schiefen Laubsprossen so vieler Holzgewächse durchführen lässt. Ich bin aber damals zu dem Resultate gelangt, dass man an *Goldfussia anisophylla* die Anisophyllie durch künstlich abgeänderte Orientirung zum Horizont allerdings etwas abändern, nicht aber umkehren kann. Es ist also klar, dass wir es hier mit einer erblich gewordenen Eigenthümlichkeit zu thun haben.

Meine mit *Cendradenia rosea* angestellten Versuche haben insoferne ein noch präciseres Resultat ergeben, als sich hier noch weniger als bei *Goldfussia anisophylla* die erblich gewordene Anisophyllie durch neue Lageverhältnisse alteriren liess. Welche Lage auch immer der Pflanze gegeben wurde, immer sind die vom Muttersspross abgewendeten Blätter der anisophyllen Sprosse die grösseren, die demselben zugewendeten die kleineren, und das Grössenverhältniss erscheint im Vergleiche zum natürlichen nur sehr wenig alterirt. Hingegen ist es Rosenvinghe[1] bei *Centradenia floribunda* gelungen, die Anisophyllie durch Umkehren der Sprosse umzukehren.

Dass bei habitueller Anisophyllie ein Einfluss des Muttersprosses auf den anisophyllen Seitenspross bemerkbar ist, und zum mindesten bei dem Zustandekommen der Anisophyllie mitwirkt, kann keinem Zweifel unterliegen, denn auch unabhängig von der Lage zum Horizonte werden an schiefen Seitensprossen die von dem Muttersprosse abgewendeten Blätter grösser als die gegenüberliegenden.

Die habituelle Anisophyllie beruht, so weit sie *Goldfussia* und *Centradenia* betrifft, nach Göbel nicht auf äusseren Einflüssen,[2] und ist nach dessen Ansicht auf den erworbenen plagiotropen und dorsiventralen Charakter der Sprosse zurückzuführen. Bei

[1] Revue générale de Botanique, T. I (1889), p. 131.

[2] L. c. S. 840.

Selaginellen scheint aber das Licht doch die Anisophyllie (in der Ontogenese) zu begünstigen, nämlich bis zu einem gewissen Grad deren Auftreten zu begründen.[1]

Durch erworbene Dorsiventralität der anisophyll werdenden Sprosse lässt sich die habituelle Anisophyllie nicht erklären, indem auch dort, wo gemeine Anisophyllie stattfindet, wie z. B. an der Rosskastanie, dieselbe mit Plagiotropie und Dorsiventralität innigst verknüpft ist. Denn in der Regel entsteht sie nur an plagiotropen Sprossen, und wenn sie entstanden ist, so ist der Spross dorsiventral geworden.

Da die habituelle Anisophyllie sich in einzelnen Fällen, z. B. bei *Goldfussia anisophylla* durch die Lage verändern, wenn auch nicht völlig aufheben lässt, so darf man schliessen, dass bei deren Zustandekommen die durch die Lage zum Horizont gegebenen Momente betheiligt sein müssen. Die Anisophyllie hat aber bei dieser Pflanze einen erblichen Charakter angenommen und kann in der Individualentwicklung von der Lage gegen den Horizont nicht mehr in dem Masse, wie die gewöhnliche Anisophyllie, beherrscht werden. Es wird erlaubt sein, bei jenen Pflanzen, bei welchen die anisophyllen Sprosse auf neue Lage gar nicht mehr reagiren, einen fortgeschrittenen Fall habitueller Anisophyllie anzunehmen.

Dass bezüglich des Grades, in welchem die Anisophyllie erblich festgehalten erscheint, Unterschiede existiren, lehren ja schon die Fälle gemeiner Anisophyllie, bei welchen die Lage des Sprosses zum Horizont für dieses Verhältniss zweifellos von hohem Einflusse ist, wo aber doch die den Blattanlagen durch die Lage zum Horizont aufgezwungene Eignung zur späteren anisophyllen Ausbildung in verschiedenem Grade auftritt, indem bei künstlicher Umkehrung der Einfluss der ursprünglichen Lage sich in verschiedenem Masse bemerklich macht, wie oben nachgewiesen wurde.

Alles in allem zusammengefasst, kann es nunmehr wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Anisophyllie ein com-

---

[1] Hofmeister, Allg. Morphologie, S. 626. Vergl. aber auch Göbel, l. c. 841—843.

plicirtes Phänomen ist, welches einerseits von der Lage des anisophyllen Sprosses zum Horizont und anderseits von der Lage desselben zu seinem Muttersprosse abhängt.

Ohne auf die einzelnen Ursachen der Anisophyllie hier eingehen zu wollen, möchte ich doch auf zwei einschlägige Momente hinweisen, welche mir geeignet erscheinen, den Einfluss der Lage des Organs zum Horizont zu verdeutlichen.

Offenbar hat das Licht einen grossen Einfluss auf das Zustandekommen der Anisophyllie. Die oberen Blätter sind in der Regel ganz anderen Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt als die unteren. Zu den ungleichen Wirkungen des Lichtes gehört als eine der anschaulichsten das schwache Etiolement, welchem die Blattstiele der unteren Blätter unterworfen sind, welches dahin führt, die Lamina der unteren Blätter so weit vorzuschieben, bis sie nicht mehr im Schatten der oberen Blätter gelegen sind.

Auch die atmosphärischen Niederschläge wirken in verschiedenem Masse auf die oberen und unteren Blätter ein. An einem und demselben Blattpaare eines geneigten Sprosses wird das Wasser, welches sich in Form von Regen oder Thau angesammelt hat, von dem oberen Blatte rascher ablaufen als von dem unteren. Infolgedessen ist das untere Blatt längere Zeit befeuchtet als das obere, wodurch das Wachsthum des letzteren eine Begünstigung erfahren wird.

Zur Verdeutlichung des Einflusses, den der Mutterspross auf geneigte Seitensprosse ausübt, um in diesem die Anisophyllie zu begründen oder zu verstärken, möchte ich nur auf das zurückverweisen, was bezüglich des ungleichen Zuflusses der plastischen Stoffe zu der oberen und unteren Hälfte geneigter Sprosse oben (S. 681) gesagt wurde.

Zusammenfassung einiger Hauptergebnisse.

1. Wenn es darauf ankommt, die einfachsten Beziehungen der Lage der Pflanzentheile gegen den Horizont zu ihrer Form

zu beurtheilen, so sind folgende drei typische Fälle der Lage zu beachten:

1. Die orthotrope (oder verticale) Lage.

2. Die hemiorthotrope, d. i. diejenige Lage, bei welcher die durch das Organ hindurchgehende Medianebene (Symmetrieebene) senkrecht auf den Horizont steht.

3. Die klinotrope, d. i. diejenige Lage, bei welcher die Medianebene gegen den Horizont geneigt ist.

2. Diesen drei Lagen entsprechen drei Grundformen der Organe: Die regelmässige, die symmetrische und die asymmetrische, oder wie man conform den diese Formen verursachenden Richtungen sagen kann: die orthomorphe, die hemiorthomorphe und die klinomorphe[1] Gestalt.

3. Die genannten Formen stehen zu den bezeichneten Lagen in causaler Beziehung und es entstehen unter dem Einfluss der Lage die entsprechenden Gestalten entweder in der ontogenetischen oder erst in der phylogenetischen Entwicklung. Es ist aber selbstverständlich, dass auch andere Momente auf die Gestalt der Organe einwirken, so dass in manchen Fällen das hier aufgestellte Gesetz nicht strenge erfüllt erscheint Auch ist die Reaction der wachsenden Pflanzentheile gegen die Einflüsse der Lage je nach der Pflanzenart verschieden, so dass die Beziehung der Lage zur Form in verschiedenem Grade ausgeprägt erscheint.

4. Die wichtigsten durch die Lage verursachten Erscheinungen sind:

a) Die Epitrophie.

Förderung des Rindenwachsthums an der Oberseite geneigter Sprosse (Linde).

Förderung des Holzwachsthums an der Oberseite geneigter Sprosse (häufiges Zwischenstadium einseitigen Holzwachsthums bei Laubgewächsen).

Förderung oberseitiger Knospen und Sprosse (viele Straucharten sonniger Standorte).

---

[1] Dass klinomorphe Organe als Consequenz der Asymmetrie noch besondere Formen annehmen können, habe ich in meiner »Biologie« (S. 30 ff.) bereits hervorgehoben.

b) Hypotrophie.

Förderung des Holzwachsthums an der Unterseite (Coniferen. Gewöhnliches Schlussstadium einseitiger Holzentwicklung bei Laubhölzern).

Förderung unterseitiger Knospen und Sprosse (viele Laubgewächse mit starker Anisophyllie).

Auch die Anisophyllie, d. i. die Förderung des Blattwuchses an den Unterseiten der Sprosse, kann als ein Fall von Hypotrophie angesehen werden.

Wie aus dieser Zusammenstellung ersichtlich ist, kann die einseitige Förderung des Holzwachsthums auch wechseln. Die meisten isophyllen Holzgewächse zeigen folgendes Verhalten: An geneigten Sprossen ist das Holz (gewöhnlich nur zur Zeit des Längenwachsthums) isotroph, es wird hierauf epitroph und schliesslich hypotroph.

c) Amphitrophie.

Förderung der Sprosse an den Flanken der Muttersprosse.

Die Amphitrophie der Sprosssysteme — eine zweckmässige Anpassung namentlich reichbelaubter Bäume an die Beleuchtungsverhältnisse des Standortes — ist entweder erworben, oder kommt in der Individualentwicklung durch Vereinfachung der Blattstellung oder durch Verkümmerung der oberen, beziehungsweise der unteren Sprosse zustande.

5 Bei dem Zustandekommen der meisten dieser Erscheinungen ist auch die Lage des betreffenden Organs zu seinem Mutterorgan betheiligt.

6. Die Gestalt unter dem Einfluss der Lage gesetzmässig zu ändern, gehört zu den Grundeigenthümlichkeiten der pflanzlichen Organisation. Ich bezeichne diese Grundeigenthümlichkeit der Pflanze als Anisomorphie.

Ich kann diese Abhandlung nicht abschliessen, ohne zu betonen, dass ich in derselben allerdings nicht wenige neue Thatsachen vorgebracht habe, die aber hier doch nur dem Zweck dienen sollen, im Vereine mit zahlreichen anderen längst bekannten, theils von anderen Forschern, theils von mir aufgedeckten Erscheinungen den Grundgedanken, welchen ich

auf den ersten Blättern dieser Schrift präcisirt habe, klar zu machen.

Erst in später folgenden Abhandlungen werde ich das ganze Thatsachenmateriale, welches ich als Grundlage meiner Lehre von der Anisomorphie der Pflanze im Laufe der Jahre gesammelt habe, durchgearbeitet vorführen.

Es möge also bei Beurtheilung dieser Schrift stets im Auge behalten werden, dass dieselbe nur eine zur Orientirung bestimmte Einleitung zu meinen Untersuchungen über die Beziehung der Lage zur Gestalt der Pflanze bildet.
